

THESIS / THÈSE

MASTER EN SCIENCES BIOLOGIQUES DES ORGANISMES ET ÉCOLOGIE

Etude de l'écologie du phytoplancton du lac Tanganyika: photosynthèse, production et excrétion

Hardy, Marie-Astrid

Award date:
2002

[Link to publication](#)

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.



**FACULTES UNIVERSITAIRES NOTRE-DAME DE LA PAIX
NAMUR**

Faculté des Sciences

**ETUDE DE L'ÉCOLOGIE DU PHYTOPLANCTON DU LAC TANGANYIKA :
PHOTOSYNTHESE, PRODUCTION ET EXCRETION**

**Mémoire présenté pour l'obtention du grade de
licencié en Sciences biologiques**

Marie-Astrid HARDY

Août 2002

Erratum

Page de résumé

ligne 13 :Cependant, l'évaluation de la ré-assimilation bactérienne du carbone organique...

Liste des figures, résultats :

43. Evolution de la PPj du 7 février au 23 avril 2002 à Kigoma estimée d'après la formule de Talling avec les valeurs de production primaire mesurées en parallèle

47. Concentrations en carbone ($\mu\text{g/L.h}$) ré-assimilé par les bactéries, assimilé par le picoplancton et assimilé par le phytoplancton $> 2 \mu\text{m}$ (Ppart) relatives à chaque expérience effectuée

51. Evolution de la concentration en C organique dans les filtrats au cours des heures

Synthèse bibliographique :

Page 6 :l'hypolimnion (la partie du lac où la température redevient approximativement constante)...

Page 7, point 2 :On y trouve une voire plusieurs thermoclines ...

Page 7, ligne 38 :Cet "upwelling" peut être visualisé par la remontée d'isothermes

Page 12, ligne 41 :Dans le Lac Tanganyika, les concentrations en Si augmentent avec la profondeur (Figure 16).

Page 21, Remarque : ... le Lac Tanganyika se classe plus volontiers comme lac oligotrophe ou mésotrophe qu'eutrophe.

Page 24, paragraphe 2 :L'objectif de ce mémoire est donc d'assurer un suivi régulier de la production primaire. Celui-ci a été réalisé afin d'avoir une bonne estimation de cette dernière au cours de la saison des pluies et de tenter de mettre en évidence les différents facteurs qui l'influencent.

Matériel et méthodes :

Page 25, ligne 33 :La température et l'oxygène ont également été mesurés à l'aide d'une sonde YSI 5739.

Résultats :

Page 43, ligne 5 :En surface, les concentrations étaient en moyenne de 0,4 mg/L ...

Page 46, Figure 34 :Variations des concentrations ...

Page 48, ligne 20 :Ce rapport moyen obtenu pour nos échantillonnages ...

Page 50, ligne 7 : ... il n'est pas possible de montrer une influence de cette dernière sur les valeurs de Pmax.

Page 51, ligne 4 : ... où une photo inhibition apparaît pour des valeurs ...

Page 52, ligne 5 : Cette valeur paraît faible ...

Figure 42, légende :remplacer "Descy et al. " par "Vollenweider"

Ligne 44 : ... à partir des données mesurées chaque semaine

Page 56, ligne 6 : La production particulaire totale est obtenue en additionnant ...

Point 5.2, §2 : Les valeurs de production primaire totale obtenues ont été de 0,986 ; 0,493 et de 0,720 $\mu\text{gC/L.h}$. Il est à noter qu'une contribution ...

Page 57, Figure 47 : Concentrations en carbone ($\mu\text{g/L.h}$) ré-assimilé par les bactéries, assimilé par le picoplancton et assimilé par le phytoplancton $> 2 \mu\text{m}$ (Ppart) relatives à chaque expérience effectuée

Page 58 : Remplacer "Figure 47" par "Figure 48"

Remplacer "Figure 48" par "Figure 49 : Evolution des concentrations en C organique sur les filtres de $0,2 \mu\text{m}$ (provenant de EB) en fonction du temps "

Page 59 : Remplacer "Figure 49" par "Figure 50"

Remplacer "Figure 50" par "Figure 51"

Page 60, ligne 3 : ... puisqu'elles ne tiennent compte ...

ligne 11 : ... au cours de notre étude ...

Conclusions :

Page 61, ligne 15 : ... n'est mentionnée dans la littérature ...

Page 62, ligne 9 : Afin d'avoir une idée précise de la ré-assimilation bactérienne totale du carbone organique dissous excrété par le phytoplancton, ...

Bibliographie :

La bibliographie ci-jointe remplace la bibliographie malencontreusement incomplète insérée dans ce mémoire

- BEADLE L.C. (1981) The inland waters of Tropical Africa, Longman London 2nd ed., 475 p
- BEAUCHAMP R.S.A. (1946) Lake Tanganyika, *Nature* **157**, p 183
- BEAUCHAMP R.S.A. (1964) The Rift Valley Lakes of Africa, *Verh. Int. Ver. Limnol.* **15** : pp 91-99
- CHITAMWEBWA D.B.R. (1999) Meromixis, stratification and internal waves in Kigoma waters of Lake Tanganyika, *Hydrobiologia* **407** : pp 59-64
- CHITAMWEBWA D.B.R., MTEGA S.L., KISSAK M.B.S. (1994) Historical review of water quality studies in the Tanzanian part of Lake Tanganyika (Tanzania) in Coenen E.J. (ed) Historical Data Report on the Fisheries, Fisheries Statistics, Fishing Gears and Water Quality of Lake Tanganyika (Tanzania). FAO/FINNDA Research for the Management of the Fisheries on Lake Tanganyika. **GCP/RAF/271/FIN-TD/15: 134p**
- COENEN E.J. (Ed) (1995) Historical Data Report on the Fisheries Statistics, Limnology, Bromatology, Zooplankton, Fish Biology and Scientific Publications Review of Lake Tanganyika (Zaire) - FAO/FINNDA Research for the Management of the Fisheries on the Lake Tanganyika. **GCP/RAF/271/FIN-TD/31: 173p**
- COULTER G.W. (1963) Hydrological changes in relation to biological production in southern Lake Tanganyika, *Limnology and Oceanography* **8** (4): pp 463-477
- COULTER G.W. (1968) Thermal stratification in the Deep Hypolimnion of Lake Tanganyika, *Limnology and Oceanography* **13** : pp 385-387
- COULTER G.W. (1968) Hydrological processes and primary production in Lake Tanganyika, *Proc. 11th Conf. Great Lakes Res.*: 609-626 *Internat. Assoc. Great Lakes Res.*
- COULTER, G.W. (1991) Lake Tanganyika and its life, Natural History Museum and Oxford University press, London, London and New-York : 354p
- COULTER G.W. (1991) Composition of the flora and the fauna – *In* COULTER G.W. (1991) Lake Tanganyika and its life, Natural History Museum and Oxford University press, London, London and New-York : 354p
- COULTER G.W. & SPIGEL R.H. (1991) Hydrodynamics – *In* COULTER G.W. (1991) Lake Tanganyika and its life, Natural History Museum and Oxford University press, London, London and New-York : 354p
- CRUL, R.C.M. (1998) Management and conservation of the African Great lakes, UNESCO Studies and reports in hydrology 59, UNESCO Paris, 107p
- DE BONDT A.F. (1972) La productivité du Lac Tanganyika, *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **18** : pp 656-660

- DESCY J.-P., SERVAIS P., SMITZ J.S., Billen G. AND EVERBECQ E. (1987) Phytoplankton biomass and production in the river Meuse (Belgium), *Wat. Res.* **21** (12) : pp 1557-1566
- EDMOND R.F., STALLARD R.F., CRAIG H., CRAIG V., WEISS R.F., COULTER G.W. (1993) Nutrient chemistry of the water column of Lake Tanganyika, *Limnology and Oceanography* **38** (4), pp 725-738
- GUILFORD S.J. & HECKY R.E. (2000) Total nitrogen, total phosphorus, and nutrient limitation in lakes and ocean: Is there a common relationship?, *Limnology and Oceanography* **45** (6) :pp 1213-1223
- HECKY R.E. (1978) The Kivu-Tanganyika basin : the last 14,000 years. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* **25** : pp 159-165
- HECKY R.E. (1991) The pelagic ecosystem – *In* COULTER G.W. (1991) *Lake Tanganyika and its life*, Natural History Museum and Oxford University press, London, London and New-York : 354p
- HECKY R.E., BOOTSMA H.A. MUGIDDE R.M. AND BUGENYI F.W.B. (1996) Phosphorus Pumps, Nitrogen Sinks, and Silicon Drains :Plumbing Nutrients in the African Great Lakes - *In*: *The Limnology, Climatology and Paleoclimatology of the East African Lakes*. Jonhson and Odada (Eds). Gordon and Breach (Toronto), pp 205-224
- HECKY R.E. AND FEE E.J. (1981) Primary production and rates of algal growth in Lake Tanganyika, *Limnology and Oceanography* **26** (3), pp 532-547
- HECKY R.E., FEE E.J., KLING H.J. AND RUDD J.W. (1978) Studies on the Planctonic Ecology of Lake Tanganyika, Canadian Department of Fish and Environment. Fisheries and Marine Service Technical Report, **816** :1-51
- HECKY R.E., FEE E.J., KLING H.J. AND RUDD J.W. (1981) Relationship Between Primary Production and Fish Production in Lake Tanganyika, *Transactions of the American Fisheries Society* **110** : pp 336-345
- HECKY R.E. & KLING H.J. (1981) The phytoplankton and protozooplankton of the euphotic zone of Lake Tanganyika: Species composition, biomass, chlorophyll content, and spatio-temporal distribution, *Limnology and Oceanography* **26** (3), pp 548-564
- HECKY R.E. AND KLING H.J. (1987) Phytoplankton ecology of the great lakes in the rift valleys of Central Africa, *Archiv für Hydrobiologie Ergebnisse de Limnologie* **25** : pp 197-228
- HECKY R.E., SPIGEL R.H. AND COULTER G.W. (1991) The nutrient regime – *In* COULTER G.W. (1991) *Lake Tanganyika and its life*, Natural History Museum and Oxford University press, London, London and New-York : 354p
- HEALEY F. & HENDZEL L.L. (1979) Indicators of phosphorus and nitrogen deficiency in five algae culture, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **36**: pp 1364-1369

- HELLEBUST J.A. (1965) Excretion of some organic compound by marine phytoplankton, *Limnology and Oceanography* **10**: pp 192-206
- HORNE A.J. & GOLDMAN C.R. (1994) *Limnology*, McGraw Hill. New York: 576p
- HUTCHINSON G.E. (1967) A treatise on limnology, New-York: J. Wiley: London: Chapman and Hall. Vol II: Introduction to lake biology and the limnoplankton, XI, 1115 p
- HUTTULA T. AND PODSETHINE V. (1994) Hydrological modelling on Lake Tanganyika. FAO/FINNIDA Research for the Management of the Fisheries on the Lake Tanganyika. **GCP/RAF/271/FIN-TD/20: 13p**
- JÄRVINEN M., SALONEN K., AND SARVALA J. (1996) Experiments on phytoplankton and bacterial production ecology in Lake Tanganyika: The results of the first lake-wide research cruise on R/V Tanganyika Explorer - FAO/FINNIDA Research for the Management of the Fisheries on the Lake Tanganyika. **GCP/RAF/271/FIN-TD/44: 33p**
- JÄRVINEN M, SALONEN K, SARVALA J, VUORIO K, VIRTANEN A (1999) The stoichiometry of particulate nutrients in Lake Tanganyika-implications for nutrients limitation of phytoplankton, *Hydrobiologia* **407** : pp 81-88
- JOHNSON T.C. & ODADA E.O. (1996) The limnology, climatology and paleoclimatology of the East African Lacs, Gordon and Breach Publ., Amsterdam: 664 p
- KIMBADI S., VANDELANNOOTE A., DEELSTRA H., MBEMBA M AND OLLEVIER F. (1999) Chemical composition of the small rivers of the north-western part of Lake Tanganyika, *Hydrobiologia* **407** : pp 75-80
- KIRK J.T.O. (1986) Light and photosynthesis in aquatic ecosystems, University press, Cambridge 401 p
- LANGENBERG V.TH. (1996) The physical limnology of Lake Tanganyika August – December 1995. FAO/FINNIDA Research for the Management of the Fisheries on Lake Tanganyika. **GCP/RAF/271/FIN-TD/54: 152p**
- LEWIS W.M.Jr. (1987) Tropical limnology, *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **18**: pp 159-184
- MACKEY M. D., MACKEY D. J., HIGGINS H. W. AND WRIGHT S. W. (1996). CHEMTAX - a program for estimating class abundances from chemical markers: application to HPLC measurements of phytoplankton. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **144**, pp 265-283.
- NICHOLSON S.E. (1999) Historical and modern fluctuations of Lakes Tanganyika and Rukwa and their relationship to rainfall variability, in *Climatic Change* **41**: pp 53-71
- PLISNIER P-D (1996) Limnological Sampling During A Second Annual Cycle (1994-1995) And Some Comparisons With Year One On Lake Tanganyika. **GCP/RAF/271/FIN-TD/56: 48p**

- PLISNIER P-D. (2000) Recent climate and limnology changes in Lake Tanganyika-Verh. Internat. Verein. Limnol. **27** : pp 1-4
- PLISNIER P-D & COENEN E.J. (2001) Pulsed and dampened annual limnological fluctuations in Lake Tanganyika, The Great Lakes of the World (GLOW) : Food-web, health and integrity, pp 83-96
- PLISNIER P-D, CHITAMWEBWA D., MWAPE L., TSHIBANGU K., LANGENBERG V., COENEN E. (1999) Limnological annual cycle inferred from physical-chemical fluctuations at tree stations of Lake Tanganyika, *Hydrobiologia* **407** : pp 45-58
- PLISNIER P-D, LANGENBERG V., MWAPE L., CHITAMWEBWA D., TSHIBANGU K. AND COENEN E. (1996) Limnological Sampling during an annual cycle at three stations on Lake Tanganyika (1993-1994). FAO/FINNIDA Research for the Management of the Fisheries on the Lake Tanganyika. **GCP/RAF/271/FIN-TD/46: 124p**
- PLISNIER P-D, SERNEELS S. AND LAMBIN E.F. (2000) Impact of ENSO on East African ecosystems : a multivariate analysis based on climate and remote sensing data, *Global Ecology & Biogeography* **9** : pp 481-497
- POURRIOT R. & MEYBECK M. (1995) *Limnologie générale*, Masson, 956 p
- SARVALA J. and SALONEN K. (1999) Preliminary Experiments on Phytoplankton Production Ecology in Lake Tanganyika - FAO/FINNIDA Research for the Management of the Fisheries on the Lake Tanganyika. **GCP/RAF/271/FIN-TD/36: 38p**
- SARVALA J. ; SALONEN K. ; JÄRVINEN M. ; ARO E. ; HUTTULA T. ; KOTILAINEN P. ; KURKI H. ; LANGENBERG V. ; MANNINI P. ; PELTONIEMI A. ; PLISNIER P-D. ; VUORINEN I. ; MÖLSÄ H. ; LINDQVIST O.V. (1999) Trophic structure of Lake Tanganyika : carbon flows in the pelagic food web, in *Hydrobiologia* **407** : pp 149-173
- SPIGEL R.H. AND COULTER G.W. (1996) Comparaison of Hydrology and Physical Limnology of the East African Great Lakes: Tanganyika, Malawi, Victoria, Kivu and Turkana (with reference to some North American Great Lakes) – *In: The Limnology, Climatology and Paleoclimatology of the East African Lakes*. Johnson and Odada (Eds). Gordon and Breach (Toronto), pp 103-138
- TALLING J.F. (1963) Origin of stratification in an African rift Lake *Limnology and Oceanography*, **8** (1): 68-78
- TALLING J.F. (1966) The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa), *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie u Hydrographie*, **51**: 545-621
- TALLING J.F. (1987) The phytoplankton of Lake Victoria (East Africa), *Ergebnisse Limnologie* **25**: 229-256

Bibliographie

- TALLING J.F. and LEMOALLE J. (1998) Ecological Dynamics of Tropical Inland Waters, Cambridge University Press, 441 p
- TALLING J.F. AND TALLING I.B. (1965) The Chemical Composition of African Lake Waters, *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 50 (3): pp 421-463
- VAN MEEL L.I.J. (1987) Contribution à la limnologie de quatre grands lacs du Zaïre oriental :Tanganika, Kivu, Mobutu Sese Seko (ex. Albert) Idi Amin Dada (ex. Edouard), Document de travail, Fascicules A et B, Inst. Royal des Sciences Naturelles de Belgique, 118 p
- WETZEL R.G. (1983) Limnology, Michigan State University 767 p
- WRIGHT S. W., JEFFREY S. W., MANTOURA R. F. C., LLEWELLYN C. A., BJORNLAND T., Repeta, D., and Welschmeyer, N. (1991). Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids in marine phytoplankton. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 77, 183-196.

Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix
FACULTE DES SCIENCES
Secrétariat du Département de biologie
Rue de Bruxelles 61 - 5000 NAMUR
Téléphone: + 32(0)81.72.44.18 - Téléfax: + 32(0)81.72.44.20
E-mail: joëlle.jonet@fundp.ac.be - <http://www.fundp.ac.be/fundp.html>

Etude de l'écologie du phytoplancton du Lac Tanganyika : photosynthèse, production et excrétion

HARDY Marie-Astrid

Résumé

Dans le cadre du projet CLIMLAKE, un suivi régulier de la production primaire et une première estimation de l'excrétion algale du Lac Tanganyika ont été réalisés à Kigoma. Les trois mois d'étude se sont déroulés pendant la saison des pluies, moment où la stratification du lac est la plus stable. La production primaire brute a été étudiée à partir d'incubations au ^{14}C . Les valeurs de productions obtenues sont faibles, en moyenne $150 \text{ mgCm}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$ et correspondent à des concentrations de chlorophylle *a* comprises entre 0,39 et 0,86 $\mu\text{g/L}$ alors que la littérature renseigne des valeurs allant de 0,6 à 0,8 $\text{mgCm}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$ pour la même gamme de concentrations en chlorophylle *a*. La croissance algale est principalement contrôlée par la lumière même si on pouvait s'attendre à une limitation par les nutriments en raison du faible mélange des masses d'eaux.

L'étude de l'excrétion algale est également réalisée à partir d'incubations au ^{14}C qui sont, cette fois, suivies de filtrations différentielles. Une estimation exacte de l'excrétion algale n'a pu être déterminée. Cependant, l'évaluation de la ré-assimilation bactérienne du carbone organique provenant de l'excrétion phytoplanctonique a montré des données pouvant atteindre jusqu'à 32 % de la production particulaire totale. Ces valeurs élevées laissent supposer un couplage effectif entre la production particulaire et la production bactérienne.

Mémoire de licence en Sciences biologiques

Août 2002

Promoteur: J.-P. Descy

Tout d'abord, je tiens à remercier le professeur J-P Descy qui m'a accueillie pour ces quelques mois en URBO mais également pour m'avoir permis de réaliser ce mémoire riche en découvertes personnelles

Un merci tout particulier est adressé aux membres de l'équipe belge de Climlake : Pierre-Denis, Laurent, Véronique, Jeroen, Renaat, Aaike et plus particulièrement Sam
Sans vous, ce voyage n'aurait pas été aussi bien réussi

Je remercie également tout particulièrement D. Chitamwebwa et tous les autres chercheurs de TAFIRI et plus particulièrement Ishmaël et Mr Muhosa

Un grand merci à Saskia grâce à qui j'ai pu découvrir des choses que je n'aurais pas découvertes sans toi

Mais n'oublions pas les membres de l'URBO et plus particulièrement François, Laurent, Bruno, Hugo, Thierry, Clint, Claude, André, Geoffroy, Yves, Laura et tous les autres

Mais il serait malvenu d'oublier tous les étudiants rencontrés au cours de ces quatre années et tout spécialement Anne-Laure, Virginie, Sara, Gégé, Virginie, Stéphane mais également nos champion toutes catégories du concours de bides Xavier et David. Merci pour tous les bons moments passés ensemble au cours desquels il y a eu de bonnes rigolades.

Monsieur Moret

Enfin, je remercie ma famille, surtout mes parents sans qui je ne serais jamais arrivée jusqu'ici et bien évidemment Nathalie, Laurent et ...

Introduction

Introduction générale.....	1
----------------------------	---

Synthèse bibliographique

I. Présentation générale du lac.....	2
--------------------------------------	---

1.1. Introduction.....	2
1.2. Climatologie dans la région du lac Tanganyika.....	3
1.3. Hydrologie du lac.....	4

II. Caractéristiques physiques

2.1. La transparence de l'eau	5
2.2. La stratification du lac.....	6
2.3. Hydrodynamique.....	7
2.4. Les fluctuations du niveau du lac.....	9

III. Caractéristiques chimiques.....10

3.1. Le pH.....	10
3.2. La composition ionique.....	10
3.3. L'O ₂ dissous	10
3.4. Les nutriments.....	11
3.4.1. L'azote	12
3.4.2. Le phosphore.....	12
3.4.3. Le silicium	12
3.4.4. Limitation par les nutriments.....	14

IV. Le phytoplancton16

4.1. Les communautés phytoplanctoniques	16
4.2. Distribution spatiale du phytoplancton.....	16
4.2.1. Distribution horizontale.....	17
4.2.2. Distribution verticale	18
4.3. Distribution temporelle du phytoplancton	18
4.4. Ecologie du phytoplancton.....	20
4.5. La production primaire du lac Tanganyika.....	20
4.5.1. Introduction.....	20
4.5.2. Production primaire.....	21
4.6. L'excrétion algale et boucle microbienne.....	23

V Objectifs24

Matériel et méthodes	25
I. Analyses physico-chimiques	25
1.1. Prélèvements et conservation des échantillons.....	25
1.2. L'alcalinité.....	25
1.3. Température , pH, Oxygène, Conductivité, Turbidité	25
1.4. Transparence de l'eau.....	26
1.5. Les nutriments.....	27
1.5.1 L'azote	27
1.5.2. Le phosphore.....	27
a. Les orthophosphates.....	27
b. Le phosphore total.....	27
1.5.3. La silice	28
II. Mesure de la biomasse du phytoplancton	29
2.1. Procédure d'extraction.....	29
2.2. Dosage de la chlorophylle a par fluorométrie.....	29
2.3. Dosage de la chlorophylle par spectrométrie d'absorption.....	29
2.4. Dosage des pigments chlorophylliens et caraténoides par HPLC.....	30
2.4.1 Analyse en HPLC	30
2.4.2. Quantification de la biomasse des différentes classes d'algues.....	30
III. La composition élémentaire	32
3.1. Mesure du C et del'N particulières.....	32
3.2. Mesure du P particulière.....	32
3.3. Calcul des rapports C:N:P.....	32
IV. Mesure de la production primaire	33
4.1. Méthode	33
4.2. Calcul des résultats	33
V. Estimation de l'excrétion algale	35
5.1. Méthode	35
5.2. Calculs.....	36
5.2.1. La production particulière (CP)	36
5.2.2. L'assimilation par le picoplancton (PU).....	37
5.2.3. La réassimilation du C organique par les bactéries (COB)	37
5.2.4. Le C organique résiduel (COR)	37

5.2.5. <i>L'excrétion algale (ER)</i>	37
5.3. Exemple	38
5.3.1. <i>La production particulière</i>	38
5.3.2. <i>L'assimilation par le picoplancton</i>	38
5.3.3. <i>L'assimilation par les bactéries</i>	39
5.3.4. <i>L'excrétion algale</i>	39

Résultats

I. Analyses physico-chimiques	39
1.1. La température	39
1.2. La lumière dans la colonne d'eau	40
1.3. L'oxygène dissous	41
1.4. pH et alcalinité	41
1.5. Les nutriments	41
II. La biomasse phytoplanctonique	44
2.1. Choix préférentiel de la méthode de mesure	44
2.2. Valeur de biomasse	44
2.3. La composition phytoplanctonique	46
III. Analyse élémentaire du phytoplancton	47
IV. La production primaire	48
4.1. Paramètres de la relation photosynthèse lumière	48
4.2. La production phytoplanctonique	49
4.2.1. <i>Estimation de la production primaire journalière</i>	49
4.2.2. <i>Estimation de la PPj pour la durée de l'étude</i>	50
4.3. Fractionnement de la production primaire	51
4.4. Estimation de la production primaire nette	51
4.5. Production primaire et taux de croissance	52
4.6. Réflexions relatives à la littérature	53
V. Excrétion algale et réassimilation bactérienne	54
5.1. Rappel	54
5.2. Production primaire totale	54
5.3. Réassimilation bactérienne	57

Conclusions

Bibliographie

Annexes

Liste des figures :

• Synthèse bibliographique

1. Les grands lacs africains (Beadle, 1981)
2. Carte bathymétrique du Lac Tanganyika (Coulter, 1991)
3. Précipitations (sur 12 ans) et température (sur 18 ans) moyennes mensuelles à Kigoma entre 1930 et 1954 (Coulter 1991 à partir de Beadle, 1974)
4. Evolution de la densité de l'eau en fonction de la température
5. Représentation schématique de la structure de la colonne d'eau du Lac Tanganyika
6. Stratification et circulation des eaux dans le Lac Tanganyika proposée par Coulter en 1968 (Beadle, 1981)
7. Profil schématique du déplacement des couches d'eau au cours d'une année (Plisnier *et al.*, 1999)
8. Evolution de la température (°C) au cours d'un cycle annuel à trois stations du Lac Tanganyika (Coulter, 1991)
9. Distribution de l'oxygène dissous (échelle en g/m² et µmole/L) dans la colonne d'eau du Lac Tanganyika à trois stations différentes (Coulter, 1991)
10. Fluctuations du niveau du Lac Tanganyika de 1770 à 1990 (Nicholson, 1999)
11. Diagramme de Kufferath illustrant la composition ionique du Lac Tanganyika (Van Meel, 1987)
12. Conductivité et distribution verticale de différentes substances dissoutes dans le Lac Tanganyika (Beadle, 1981)
13. Evolution de la concentration en oxygène dissous en fonction de la profondeur dans la zone oxique de la colonne d'eau (Edmond *et al.*, 1993)
14. Illustration de l'effet direct de la température sur la régénération des nutriments dans la couche de mélange à un Q₁₀ de 2 (Lewis, 1987)
15. Le cycle de l'azote dans les lacs africains méromictiques (Hecky *et al.*, 1996)
16. Distribution des nutriments dans la colonne d'eau (Coulter, 1991)
17. Effet de l'enrichissement en nutriments sur la production primaire phytoplanctonique du Lac Tanganyika pendant la saison des pluies (Järvinen *et al.*, 1999)
18. Composition et biomasse algale dans le Lac Tanganyika, Avril-Mai 1975 (Coulter 1991 d'après Hecky *et al.*, 1978)
19. Composition et biomasse algale dans le Lac Tanganyika, Octobre-Novembre 1975 (Coulter 1991 d'après Hecky *et al.*, 1978)
20. Distribution horizontale de la chlorophylle a et de nutriments dans les eaux de surface du Lac Tanganyika en 1975 (Coulter 1991, d'après Hecky et Kling, 1981)
21. Succession saisonnière et composition du phytoplancton et du protozooplancton dans le bassin nord du Lac Tanganyika (Kigoma) en 1975 (Coulter 1991 d'après Hecky et Kling, 1981)
22. Structure du réseau trophique pélagique du Lac Tanganyika, prenant en compte la boucle microbienne (Pirlot comm pers inspiré de Coulter 1991 et de Hecky *et al.*, 1978)

• Matériel et méthodes

23. Assimilation du C inorganique marqué par le phytoplancton > 2 µm lors de l'incubation réalisée à Kigoma le 9 avril 2002

24. Assimilation du C inorganique marqué par le phytoplancton < 2 μm lors de l'incubation réalisée à Kigoma le 9 avril 2002
25. Incorporation du C inorganique marqué par le plancton < 2 μm lors de l'incubation à Kigoma le 9 avril 2002

- Résultats

26. Evolution de la température moyenne ($^{\circ}\text{C}$) sur les 30 premiers mètres de la colonne d'eau au cours de l'étude
27. Evolution de la température ($^{\circ}\text{C}$) en fonction de la profondeur
28. Variation de la profondeur de la thermocline journalière pendant la durée de l'étude
29. a) Variation de la profondeur de la zone euphotique pendant la campagne d'échantillonnage
b) Variations de l'intensité lumineuse moyenne dans la zone de mélange au cours de l'étude
30. Comparaison entre les profondeurs de la zone euphotique et de la zone de mélange pendant les trois mois d'étude
31. Evolution de la concentration en NO_2^- -N, NO_3^- -N, PO_4^{3-} -P et SiO_2 -Si en fonction de la profondeur
32. Evolution des concentrations en nutriments dans l'échantillon moyen (0-30 m) en fonction du temps à Kigoma, du 7 février au 23 avril 2002
33. Profil Chl *a*-profondeur à partir des valeurs moyennes des 12 échantillonnages
34. Variations des concentrations en Chlorophylle *a* ($\text{mgChl}a/\text{m}^2$) au cours du temps dans la zone de mélange à Kigoma
35. Concentrations des différentes classes d'algues dans la zone de mélange, exprimées en équivalent de Chlorophylle *a*
36. Pourcentage des différentes classes d'algues dans la zone de mélange
37. a) Evolution du rapport C :P durant l'étude
b) Evolution du rapport N :P durant l'étude
c) Evolution du rapport C :N durant l'étude
38. Evolution de la concentration en Chl *a* ($\mu\text{g/L}$) en fonction de la concentration en C ($\mu\text{g/L}$)
39. Evolution de P_{max} au cours du temps
40. Relation température ($^{\circ}\text{C}$)- $\log_{10}P_{\text{max}}$ ($(\mu\text{gC}.\mu\text{gChl } a^{-1}.\text{h}^{-1})$) dans notre étude
41. Relation entre la PPj estimée d'après Talling et d'après Vollenweider
42. Evolution de la PPj, estimée d'après Talling et Vollenweider, au cours du temps à Kigoma, février-avril 2002
43. Evolution de la PPj du 7 février au 23 avril 2002 à Kigoma estimée d'après la formule de Talling avec les valeurs de production primaire mesurées en parallèles
44. Fractionnement de la production primaire phytoplanctonique
45. Relation entre le rapport $Z_{\text{mélange}}/Z_{\text{euphotique}}$ et le taux de croissance du phytoplancton (j^{-1})
46. Mesures de production primaire *in situ* aux trois stations permanentes pendant les années 1995-1996 (Sarvala *et al.*, 1999)
47. Concentrations en carbone ($\mu\text{g/L.h}$) ré-assimilées par les bactéries, assimilées par le picoplancton et assimilées par le phytoplancton > 2 μm (Ppart) relatives à chaque expérience effectuée
48. Assimilation du C inorganique par le phytoplancton

49. Evolution des concentrations en C organique sur les filtres 0,2 μm (provenant de EB) en fonction du temps

50. Assimilation du C inorganique par le picoplancton

Evolution de la concentration en C organique dans les filtrats au cours des heures

Liste des tableaux :

- Synthèse bibliographique

1. Caractéristiques géomorphologiques du Lac Tanganyika et d'autres grands lacs africains (d'après Crul, 1998)
2. Profondeur de Secchi et coefficient d'atténuation verticale de la lumière de différents grands lacs
3. Contribution des différentes sources à l'apport des nutriments (Coulter, 1991)
4. Rapport C :N :P (d'après Järvinen *et al.*, 1996)
5. Classification trophique des lacs basée sur :a) la productivité primaire du phytoplancton et sur b) les concentrations en P,N,Chl a
6. Production primaire et biomasse algale de différents lacs africains (Hecky et Kling, 1987)
7. Tableau comparatif entre les résultats obtenus par Hecky and Fee (1981) et Sarvala *et al.* (1999) concernant la productivité du lac

- Matériel et méthode

8. Matrice initiale utilisée par CHEMTAX pour le calcul des biomasses des classes d'algues du Lac Tanganyika
9. Tableau de résultats obtenus pour l'incubation visant à déterminer l'excrétion algale le 9 avril 2002 :activité des filtres (dpm) et conversion en carbone ($\mu\text{gC/L}$) pour chaque temps

- Résultats

10. Valeurs moyennes, maximales et minimales des rapports C :P, N :P et C :N

Introduction

Ce mémoire s'intègre dans un projet de large envergure: CLIMLAKE.

CLIMLAKE s'intéresse à l'impact des changements climatiques sur les processus écologiques dans le Lac Tanganyika d'une superficie 32.600 Km² soit environ la même superficie que la Belgique. En effet, dans les régions tropicales, de faibles variations de température peuvent induire des changements importants dans la stabilité de la stratification des lacs. Ceci a une importance toute particulière sur la disponibilité des nutriments pour le phytoplancton, base de la chaîne alimentaire. Les changements de température vont influencer les communautés phytoplanctoniques ce qui se répercute via le réseau trophique au niveau de la production des poissons pélagiques qui sont à la base d'une pêche commerciale importante dans la région du Lac Tanganyika.

Les variations climatiques passées ont été, entre autres, "enregistrées" dans les sédiments des lacs. Dans la perspective de la reconstruction des conditions climatiques passées, le Lac Tanganyika est un milieu d'étude particulièrement intéressant du fait de son âge (\pm 12 millions d'années) et de sa couche importante de sédiments (entre 2 et 6 Km).

CLIMLAKE a pour objectif, sur base d'observations actuelles et de l'analyse des sédiments du lac, d'établir un modèle permettant d'expliquer les variations climatiques passées. Ce modèle écologique pourra aussi servir, via le couplage avec des modèles climatiques, à prévoir les effets de variations climatiques futures sur l'écologie du lac et, en particulier sur la chaîne trophique et la productivité.

Ce mémoire s'intéresse au premier maillon de la chaîne trophique et plus particulièrement à la production primaire et l'excrétion du phytoplancton durant la saison des pluies.

En effet, malgré les études antérieures, l'estimation de la production primaire phytoplanctonique n'est pas encore clairement déterminée et aucune mesure d'excrétion algale et de réassimilation bactérienne n'a encore été effectuée.

La première partie sera consacrée à une présentation générale du Lac Tanganyika d'un point de vue physico-chimique et également à une synthèse des connaissances relatives au phytoplancton.

Dans un deuxième temps, le lecteur pourra prendre connaissance des différentes méthodes utilisées au cours de ce travail.

La présentation, l'analyse et la discussion des résultats constitueront la matière de la partie suivante.

Pour terminer, une conclusion finale clôturera ce travail.

Synthèse bibliographique

I Présentation générale du Lac Tanganyika

1.1 Introduction

Au cours du Miocène, les activités tectoniques et volcaniques ont fissuré la plaque continentale (rift) en Afrique de l'Est. Cela a permis la formation des différents grands lacs dont le Lac Tanganyika (Figure 1). Le lac est formé de deux bassins principaux. Le bassin Nord atteint une profondeur maximale de 1310 mètres alors que le bassin Sud a une profondeur maximale de 1470 mètres (Figure 2) ce qui permet au Lac Tanganyika d'être le deuxième lac mondial le plus profond, après le Lac Baïkal.

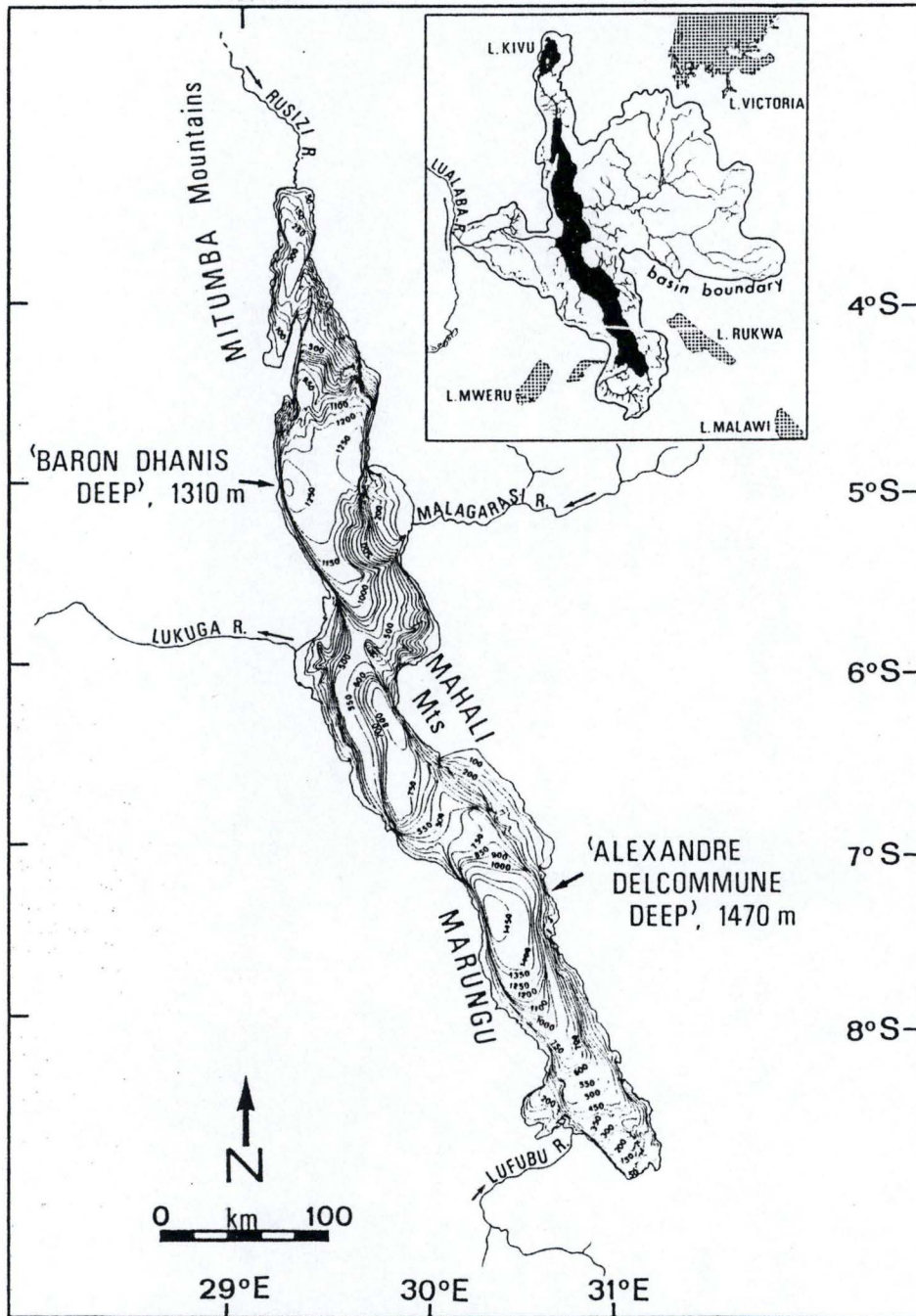
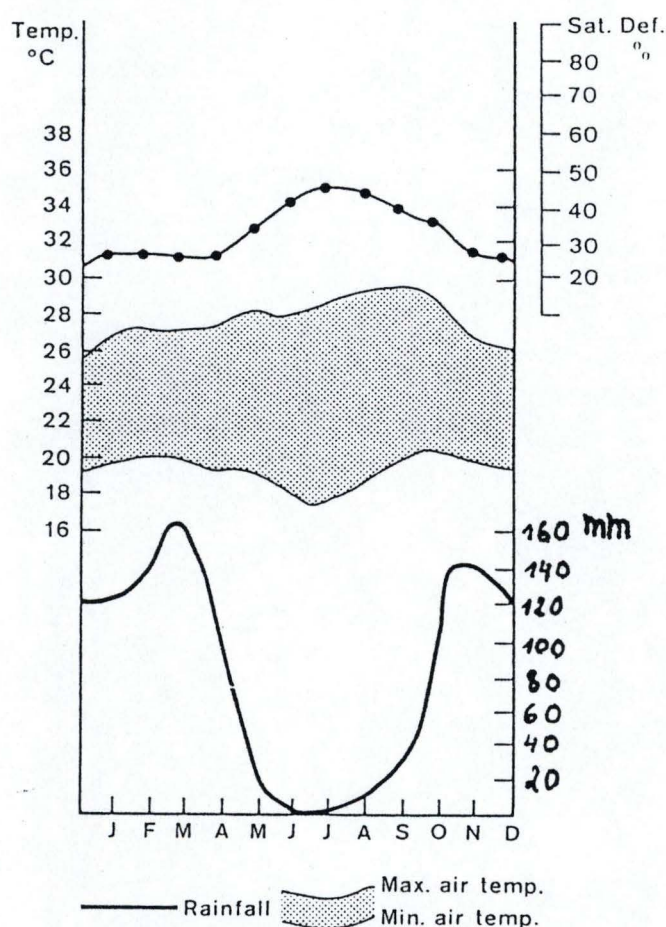


Figure 2 : Carte bathymétrique du Lac Tanganyika
(Coulter, 1991)

1.2 Climatologie dans la région du Lac Tanganyika

Bien que les températures soient relativement constantes tout au long de l'année (la moyenne annuelle se situe aux alentours de 23,5°C), il est possible de différencier deux saisons en Afrique de l'Est, la saison sèche et la saison des pluies.

La saison sèche (de mai à septembre) est caractérisée par des vents réguliers assez forts, les Alizés du Sud-Est, qui vont avoir un effet important sur l'écologie du lac. D'autre part, la saison des pluies (de fin septembre jusqu'à début mai) est caractérisée par des précipitations abondantes, principalement en début et en fin de saison, c'est à dire aux mois de novembre, décembre et avril.



Average monthly rainfall, maximum and minimum air temperature and saturation deficit at the lakeshore at Kigoma, Tanzania (near lake station NBS - Fig. 3.1). Rainfall is averaged over 18 years, and temperature and saturation deficit over 12 years within the period 1930-1956 (re-drawn from Beadle, 1974).

Figure 3 : Précipitations (sur 12 ans) et température (sur 18 ans) moyennes mensuelles à Kigoma entre 1930 et 1954 (Coulter 1991, à partir de Beadle, 1974)

1.3 L'hydrologie du lac

Le Lac Tanganyika est presque un bassin fermé. Le seul exutoire, la Lukuga, se situe au niveau de la côte ouest du lac et ne représente que 6 % des pertes totales en eau du lac (Coulter et Spigel, 1991), les 94 % restants sont, quant à eux, perdus par évaporation. Les principaux affluents du lac sont la Ruzizi (draine le lac Kivu) et la Malagarasi. Ces deux rivières alimentent le lac durant toute l'année contrairement à un grand nombre de petites rivières temporaires, présentes uniquement au moment de la saison des pluies. Les rivières assurent environ 1/3 des apports en eau alors que les précipitations tombant directement sur le lac y contribuent pour 2/3.

Les principales caractéristiques géomorphologiques sont résumées dans le tableau 1 tandis que les caractéristiques physico-chimiques et les informations relatives au phytoplancton sont développées dans la suite de ce présent chapitre.

Tableau 1 : Caractéristiques géomorphologiques du Lac Tanganyika
et d'autres grands lacs africains
(d'après Crul, 1998)

	Lac Tanganyika	Lac Malawi	Lac Victoria
Altitude (m)	773	471	1134
Latitude	3°30'-8°50' S	9°30'-14°30' S	0°20'-3°00' S
Longitude	29°05'-31°15' E	33°55'-35°20' E	31°39'-34°53' E
Surface totale (km ²)	32.600	28.800	68.800
Profondeur maximale (m)	1470	700	84
Profondeur moyenne (m)	570	292	40
Longueur (km)	650	560	400
Largeur maximale (km)	80	75	240
Largeur moyenne (km)	50	51	223
Surface du bassin versant (km ²)	249.000	97.700	194.200
Volume (km ³)	18.800	8.400	2.760
Temps de résidence de l'eau (an)	440	140	23

II Caractéristiques physiques

2.1 La transparence de l'eau

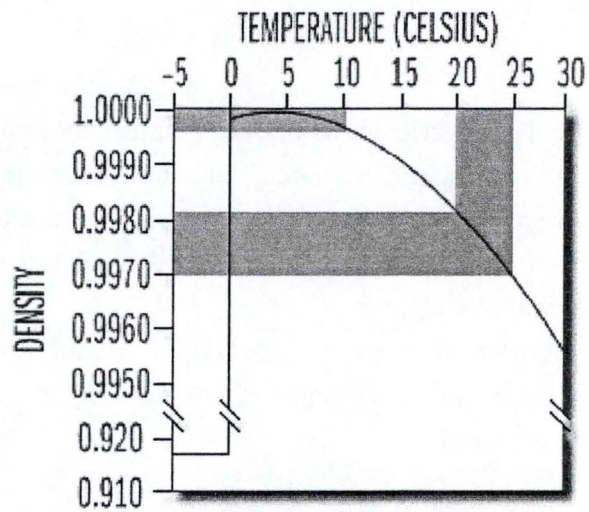
La transparence de l'eau varie au cours de l'année en fonction de la concentration en phytoplancton, des matières en suspension et des éléments dissous présents dans la colonne d'eau. L'évaluation de la transparence de l'eau est réalisée à l'aide du disque de Secchi (disque blanc de 20cm de diamètre). A partir de la profondeur de Secchi observée, le coefficient d'atténuation verticale de la lumière (k) peut être estimé.

Ce paramètre est très important lors de l'étude de la production primaire car il permet de déterminer sur quelle hauteur de la colonne d'eau les algues sont capables de réaliser la photosynthèse (la zone euphotique).

Dans le Lac Tanganyika, en zone pélagique, la profondeur du disque de Secchi est comprise entre 5 mètres et 17,5 mètres (Spigel et Coulter, 1996) pour une moyenne de 15 mètres (Coenen, 1995). Les valeurs de la profondeur de Secchi varient au cours d'un cycle annuel en corrélation avec les variations d'abondance du phytoplancton (Hecky et Fee, 1981 ; Coulter, 1963). Les valeurs les plus importantes sont mesurées au cours de la saison des pluies (Chitamwebwa *et al.*, 1994). En effet, à ce moment, la stratification du lac empêche la remontée de nutriments, limitant ainsi la croissance du phytoplancton.

Tableau 2 : Profondeur de Secchi et coefficient d'atténuation verticale de la lumière de différents grands lacs

	Profondeur moyenne du lac (m)	Profondeur de Secchi (m)	k (moyen) (m^{-1})	Source
Lac Tanganyika	570	5-17,5	0,16	Spigel et Coulter, 1996
Lac Malawi	292	12-23	0,096	Spigel et Coulter, 1996
Lac Victoria	40	1,5-2,7		Spigel et Coulter, 1996
Lac Baïkal	738	5-40	0,2	Horne et Goldman, 1994



DENSITY/TEMPERATURE RELATIONSHIP FOR DISTILLED WATER. SHADED AREAS SHOW RELATIVE DIFFERENCE IN DENSITY FOR 5°C TEMPERATURE CHANGES.

Figure 4 : Evolution de la densité en fonction de la température (Horne et Goldman, 1994)

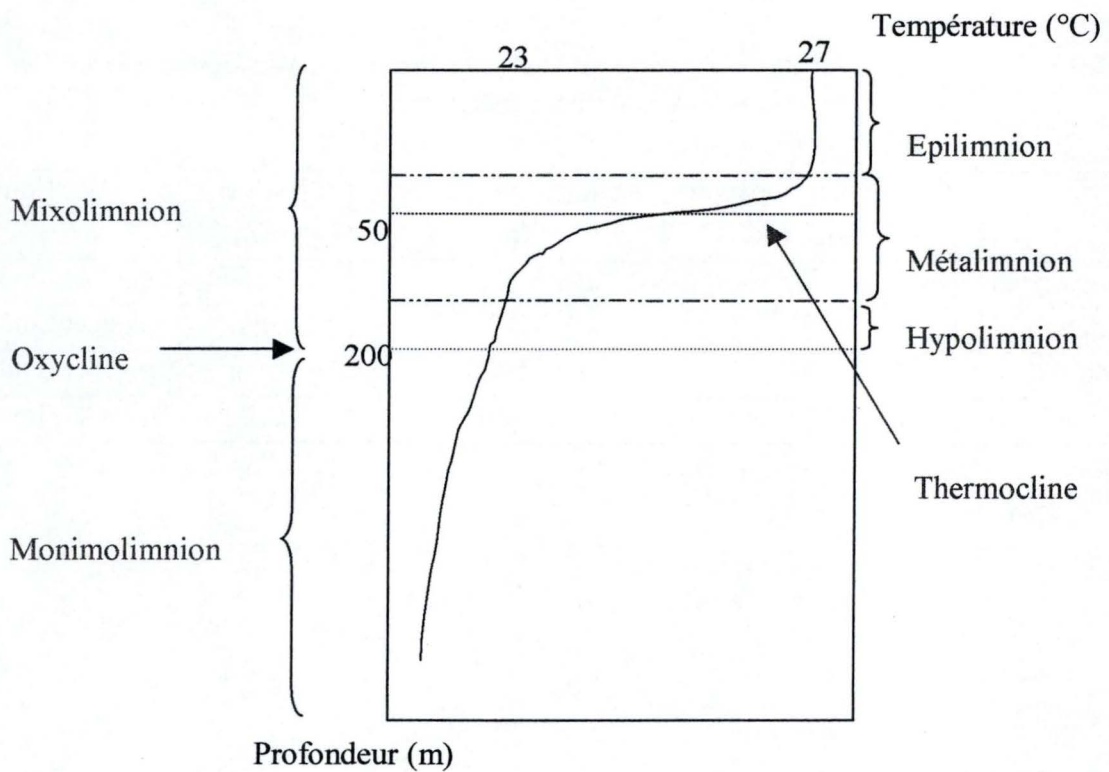


Figure 5 : Représentation schématique de la stratification du lac Tanganyika

2.2 La stratification du lac

La densité de l'eau change en fonction de la température (Figure 4) ce qui va conduire à la stratification du lac lorsque la température n'est pas uniforme sur toute la colonne d'eau. On peut alors différencier trois parties dans le lac (Figure 5):

- l'épilimnion (la partie superficielle où la température est stable et élevée) du Lac Tanganyika varie jusqu'aux 70 premiers mètres de la colonne d'eau. La température y est en moyenne de 26,5°C

- le métalimnion comprenant la thermocline (la partie centrale du lac où la température de l'eau diminue progressivement) a sa limite inférieure comprise entre 100 et 200 mètres

- l'hypolimnion (la partie du lac où la température du lac est redevient approximativement constante) a une température similaire dans les deux bassins (Coulter, 1991) aux alentours de 23,3°C (Coulter, 1968 ; Coulter et Spigel, 1991).

Remarque : La profondeur de la thermocline varie en fonction de la saison et de l'endroit où on se situe dans le lac ce qui rend difficile d'en déterminer la profondeur exacte.

A cause de sa profondeur importante, le Lac Tanganyika ne se mélange jamais complètement : il est méromictique (Hecky *et al.*, 1991).

Dans ce type de lac, on peut distinguer 2 couches :

- le mixolimnion est la partie supérieure du lac, oxygénée, qui peut être mélangée. Le mixolimnion peut être stratifié comme un lac holomictique à savoir qui se mélange complètement.

- le monimolimnion, la partie inférieure du lac, non oxygénée n'est jamais mélangée

Le monimolimnion et le mixolimnion sont séparés par l'oxycline, profondeur à partir de laquelle il n'y a plus d'oxygène. Dans le Lac Tanganyika, l'oxycline se situe aux alentours de 200 mètres dans le bassin Sud et 150 mètres dans le bassin Nord (Edmond *et al.*, 1993)

La méromixie du lac est seulement due à la température (Hecky et Kling, 1987) En effet, bien que les matières dissoutes soient mesurées en concentrations plus importantes dans le monimolimnion, elles n'apportent pas une contribution significative au gradient de densité qui empêche le mélange complet de la colonne d'eau (Hecky *et al.*, 1991).

Pour Beauchamp (1946,1964), la stratification permanente peut-être expliquée en partie par le fait que les rivières qui alimentent le lac (ex : la Rusizi) ont leur température qui est inférieure à celle du lac. Ces eaux froides vont couler en-dessous de la thermocline ce qui contribue à garder froides les eaux de l'hypolimnion.

Pour Talling (1963,1966), le refroidissement nocturne qui est plus marqué le long des côtes permet aux eaux de s'enfoncer favorisant ainsi la stabilité du lac.

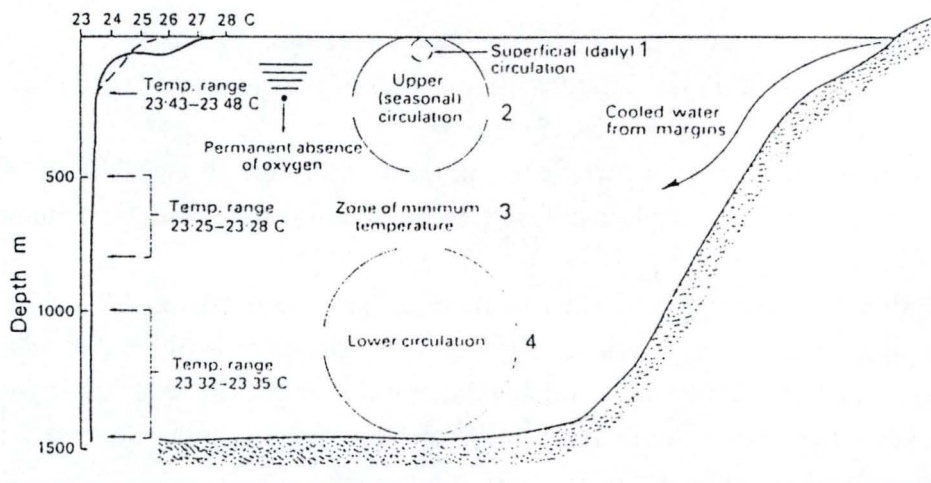


Fig. 6.9 Lake Tanganyika temperature profiles in North Basin (from Capart, 1952b) and regions of circulation suggested by Coulter (1968).

Figure 6 : Stratification et circulation des eaux dans le Lac Tanganyika proposées par Coulter en 1968 (Beadle, 1981)

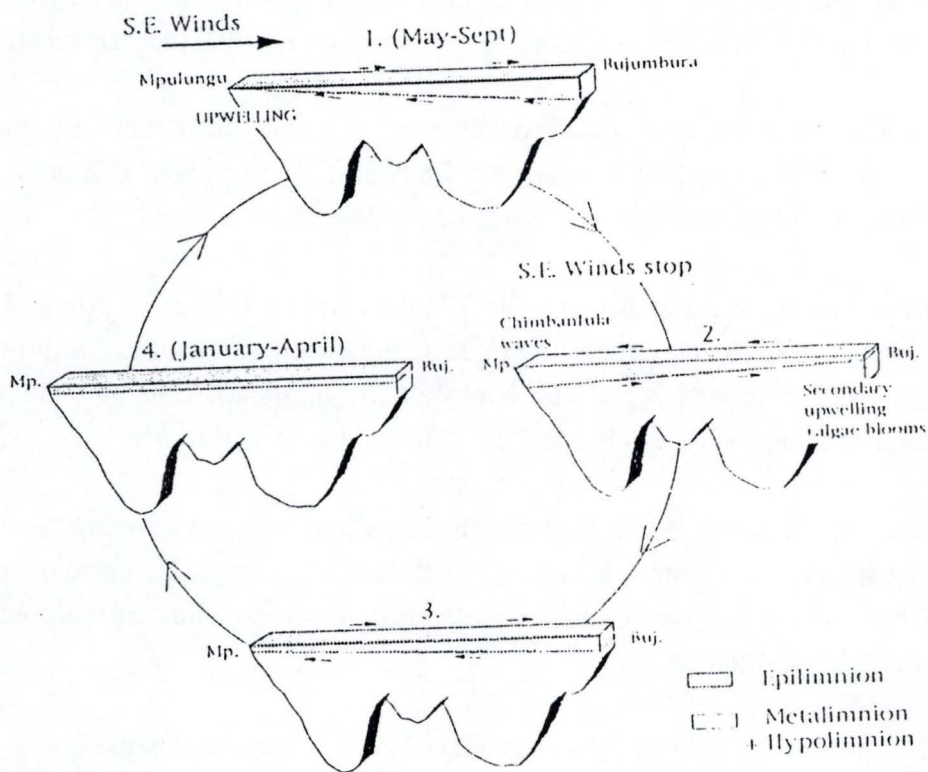


Figure 7 : Profil schématique du déplacement des couches d'eau au cours d'une année (Plisnier *et al.*, 1999)

En 1968, Coulter démontre l'existence de quatre couches dans le lac, sur base des observations de variations de température lors de la période de stratification stable, d'octobre à avril (Beadle, 1981) (Figure 6) :

1. de la surface jusque 50-80 mètres où une circulation journalière se produit
2. de 80 mètres à environ 200 mètres où on observe une circulation saisonnière. On y trouve une voir plusieurs thermocline dont la profondeur peut changer et également un gradient d'oxygène
3. en-dessous de 200 mètres jusqu'à approximativement 700 mètres, une zone de température minimale et où il n'y a plus d'oxygène
4. en-dessous de 700 mètres jusqu'au fond du lac où la température est légèrement supérieure et où il n'y a plus d'oxygène. Une circulation de l'eau dans cette couche semble se produire. Cette légère augmentation de température ($0,1\text{ }^{\circ}\text{C}$) serait la conséquence soit d'une augmentation de la pression soit d'un réchauffement géothermique (Hutchinson, 1967) même si les valeurs semblent assez faibles (entre $0,15$ et $2,88\text{ }\mu\text{Cal.cm}^{-2}.\text{s}^{-1}$). En effet, de par l'âge du lac et la stabilité de l'hypolimnion, les effets peuvent être importants (Coulter, 1968).

2.3 Hydrodynamique du lac

Au cours du cycle annuel de la stratification du lac, trois phases peuvent être distinguées (Figure 7) :

- de septembre à décembre (début de la saison des pluies), l'eau de l'épilimnion se réchauffe. Durant cette période, une thermocline saisonnière se développe aux alentours de 40 mètres. Elle commence à osciller et ce jusqu'en juillet ;

- de décembre à mai, le lac connaît une phase de stabilité maximum. La thermocline descend pour atteindre sa profondeur maximale en juin. Les deux bassins présentent des différences de stratification qui sont dues à une réponse différente face à l'action des vents. ;

- de mai à septembre, la saison sèche, où il y a l'apparition des Alizés du Sud-Est. Ces vents vont, en augmentant l'évaporation, refroidir l'épilimnion ce qui dissipe la stratification de la colonne d'eau. Le mélange atteint sa profondeur maximale dans le bassin Sud, 150 mètres, où le refroidissement est plus prononcé que dans le bassin Nord.

Un mélange plus lent peut provoquer un transfert vertical jusqu'à une profondeur de 300 mètres, le niveau de stratification permanente (Coulter et Spigel, 1991).

Les vents vont également provoquer un déplacement superficiel de la masse d'eau vers la partie Nord du lac qui va conduire à une inclinaison de la thermocline (Coulter et Spigel, 1991) ce qui permet la remontée d'eaux profondes chargées en nutriments à l'extrémité du bassin Sud. Cet "upwelling" peut être visualisé par la remontées d'isothermes (Figure 8) et d'eau anoxique (Figure 9), normalement situées dans les couches plus profondes de la colonne d'eau (Coulter, 1991).

Lorsque les vents du Sud s'arrêtent, le mouvement des eaux est inversé, ce qui peut entraîner un upwelling secondaire à l'extrémité du bassin Nord aux alentours du mois d'octobre (Plisnier *et al.*, 1996).

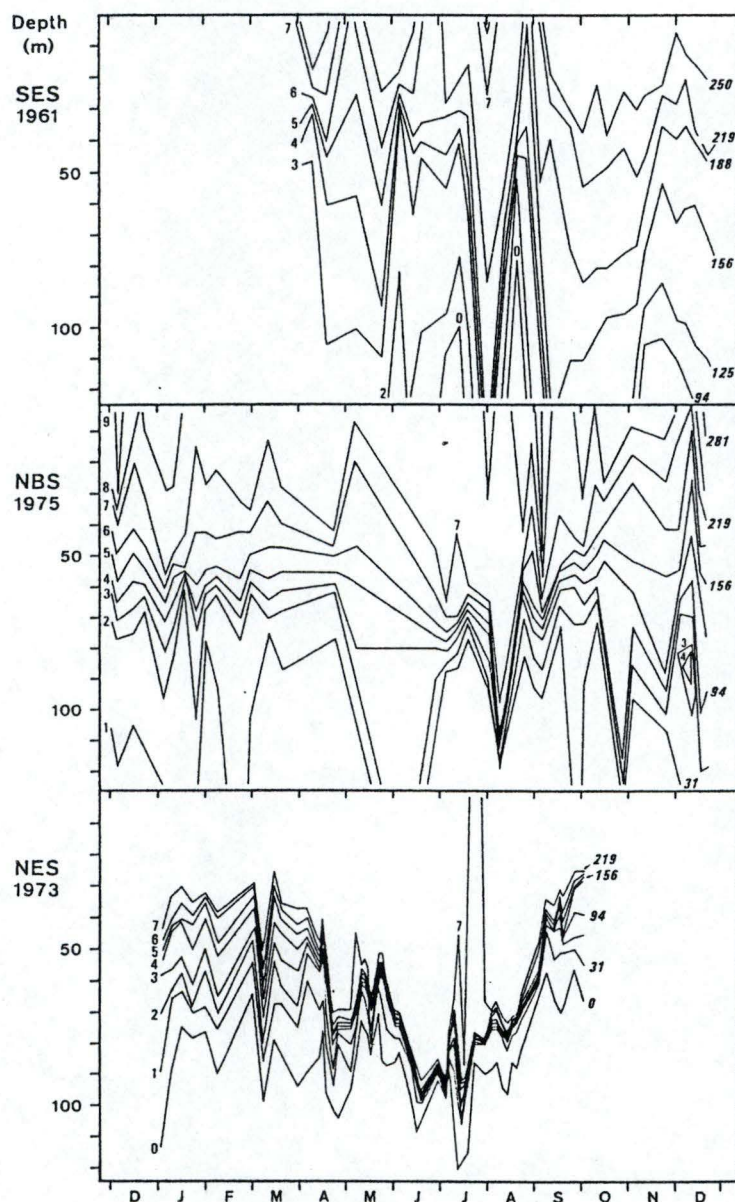


Figure 9 : Distribution de l'oxygène dissous (échelle en g/m^2 et $\mu\text{mole/L}$) dans la colonne d'eau du Lac Tanganyika à trois stations différentes (Coulter, 1991)

- Remarque :
- SES : station à l'extrémité du bassin Sud
 - NBS : station dans le bassin Nord
 - NES : station à l'extrémité du bassin Nord

D'un point de vue journalier, les mélanges sont plus importants en début de journée. C'est en effet à ce moment que les conditions météorologiques sont les plus favorables : la température est la plus basse (Coenen, 1995) et les vents sont les plus importants (Plisnier et Coenen, 2001).

2.4 Les fluctuations du niveau du lac

Des études historiques et géographiques (Nicholson, 1999) ont permis de reconstituer l'évolution du niveau des lacs d'Afrique de l'Est. La plupart des lacs, dont le Lac Tanganyika, ont connu des fluctuations importantes au cours du 19^{ème} siècle, avec une période de niveau particulièrement élevé (de 1870 à 1885 ; Figure 10). Par la suite, des conditions particulièrement sèches ont entraîné une diminution du niveau du lac de plusieurs mètres. A partir de 1960, le lac a montré une augmentation considérable de son niveau d'eau, à peu près 2 mètres 50 en 3 ans pour atteindre un nouveau maximum en 1965. Depuis, le niveau du lac a diminué tout en restant au-dessus du niveau observé avant 1960.

Le niveau du lac fluctue également au cours d'une année en fonction de l'intensité des pluies et de l'évaporation. Le niveau du lac est le plus bas au cours de la saison sèche à cause des Alizés du Sud-Est qui augmentent le taux d'évaporation. Par contre, le niveau le plus élevé est, observé pendant la saison des pluies. En moyenne, la différence entre les deux niveaux du lac est d'environ 1 mètre (Crul, 1998).

Malgré les variations du niveau du lac, ses caractéristiques chimiques restent inchangées grâce à un temps de résidence de l'eau élevé (440 ans) et au fait que l'apport principal d'eau est dû aux précipitations tombant directement sur le lac (Talling et Lemoalle, 1998).

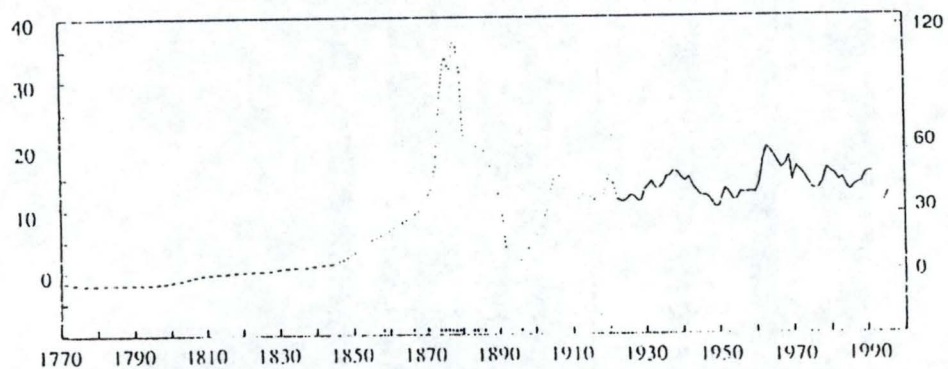


Figure 3. Fluctuations of Lake Tanganyika from the 1770 to 1990, inferred from historical and geographical information (to 1900), early rainfall records (1902 to 1921) and actual measurements (since 1922). The scale is in meters/feet above the modern gauge height. Long-dashed lines indicate general periods of low levels, short-dashed lines indicate trends based on specific proxy data, and solid lines indicate the modern lake record. Depths are relative, not absolute.

Figure 10 :Fluctuations du niveau du Lac Tanganyika de 1770 à 1990

(Nicholson, 1999)

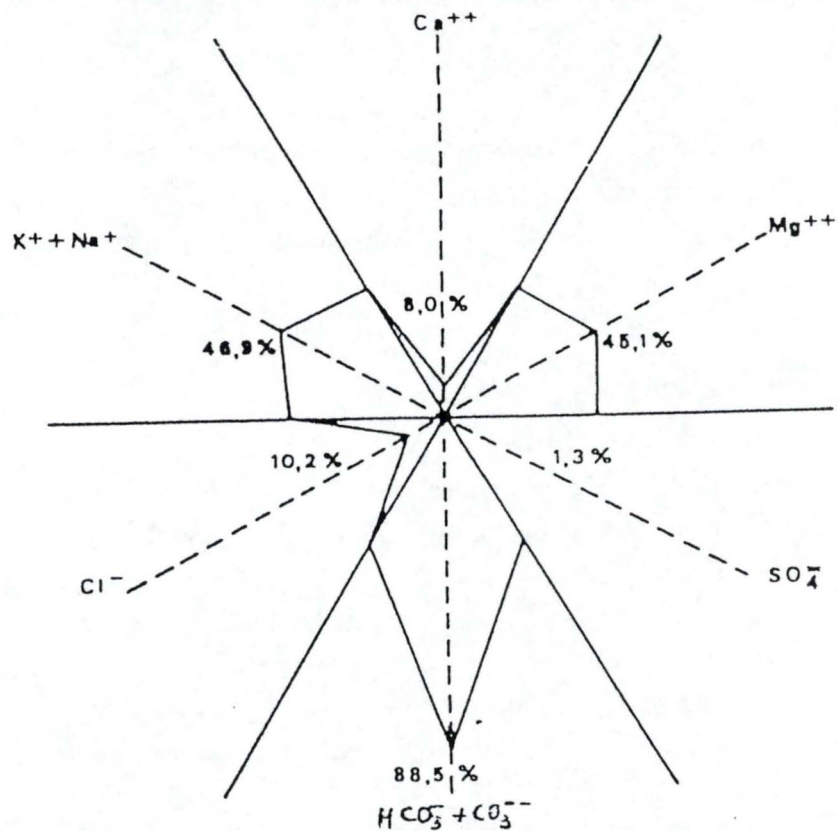


Figure 11 : Diagramme de Kufferath illustrant la composition ionique du Lac Tanganyika (Van Meel, 1987)

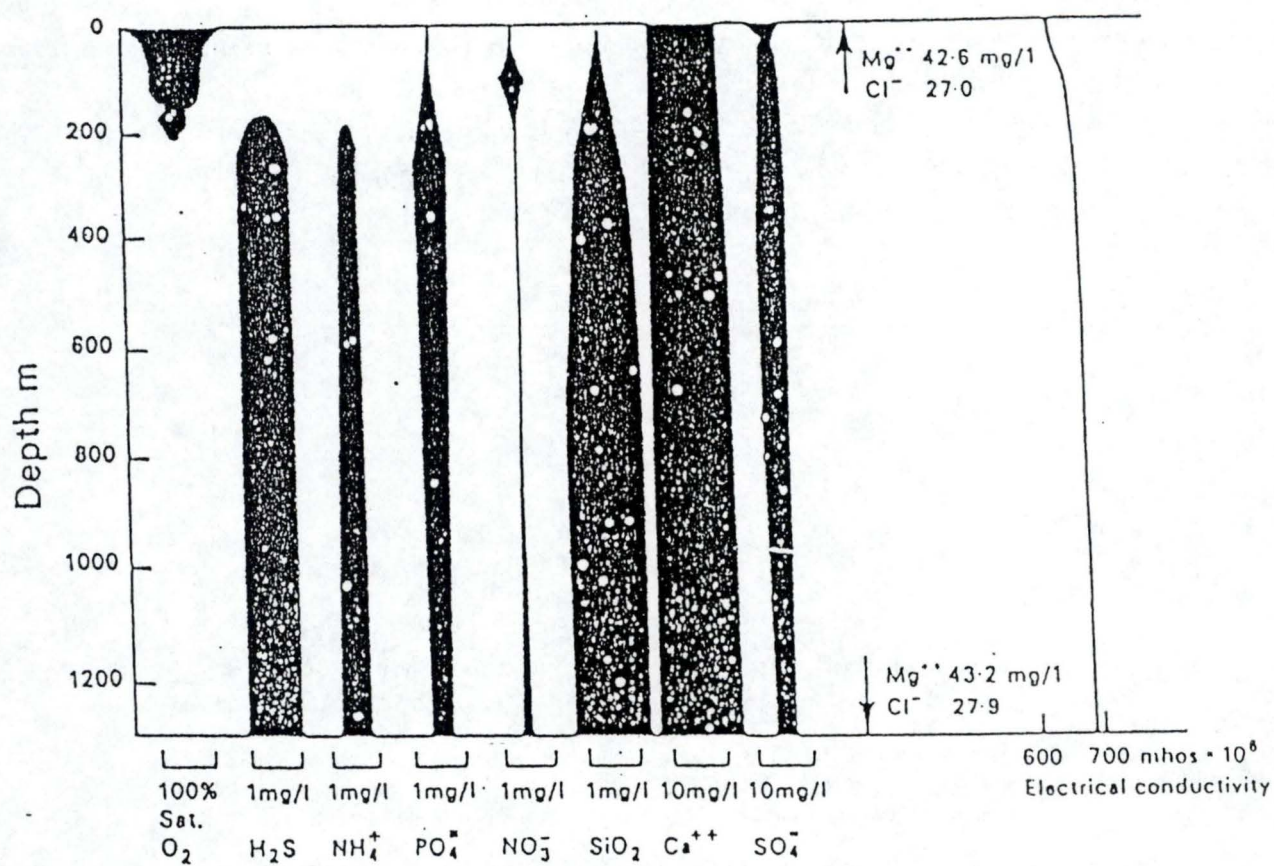


Figure 12 : Conductivité et distribution verticale de différentes substances dissoutes dans le Lac Tanganyika (Beadle, 1981)

III Caractéristiques chimiques

3.1 Le pH

Les eaux du Lac Tanganyika sont alcalines. Son pH est aux alentours de 9 en surface et diminue avec la profondeur (De Bondt, 1972 ; Chitamwebwa *et al.*, 1994 ; Coenen *et al.*, 1995). Cette diminution va affecter le pH des eaux de surface au moment de l'upwelling (Plisnier *et al.*, 1996).

Le pH peut être utilisé pour observer le déplacement vertical des eaux lors de vagues internes.

3.2 La composition ionique

La composition chimique des eaux du lac Tanganyika est assez similaire à celle des lacs Albert, Kivu et Edouard. Ces lacs ont été classés par Kilham et Hecky (1973) parmi les eaux bicarbonatées – sodico – potassiques – magnésiennes pauvres en fluor.

La chimie des eaux qui drainent le bassin versant du lac est expliquée par la roche mère, le climat, la topographie et la végétation du bassin versant (Horne et Goldman, 1994 in Crul, 1998). Leurs concentrations élevées en magnésium et en potassium (Figure 11) sont dues à l'érosion des roches volcaniques des montagnes du Virunga.

Bien que les concentrations des différents ions soient relativement constantes dans toute la colonne d'eau, la conductivité a tendance à augmenter légèrement avec la profondeur (Figure 12).

Les concentrations ioniques élevées du Lac Tanganyika sont à mettre en relation avec son âge important et aux fermetures passées du lac qui ont permis une concentration des différents ions suite aux phénomènes d'évaporation.

3.3 L'oxygène dissous

Les sources en oxygène dissous dans l'eau sont les échanges avec l'atmosphère et la photolyse de l'eau au cours de la photosynthèse.

La stratification et les mélanges verticaux des eaux du lac vont fortement influencer la distribution de l'oxygène dissous dans la colonne d'eau, en-dessous des couches superficielles.

Les eaux de surface du Lac Tanganyika sont généralement saturées ou sursaturées (Coenen, 1995 ; Plisnier *et al.*, 1996).

Les concentrations en oxygène dissous diminuent avec la profondeur. La limite inférieure des eaux oxygénées est différente dans les deux bassins du lac. Dans le bassin Sud, l'oxycline se trouve aux alentours de 200 mètres tandis que dans le bassin Nord, il se situe approximativement à 150 mètres (Edmond *et al.*, 1993) (Figure 13). La profondeur plus importante dans le bassin Sud est

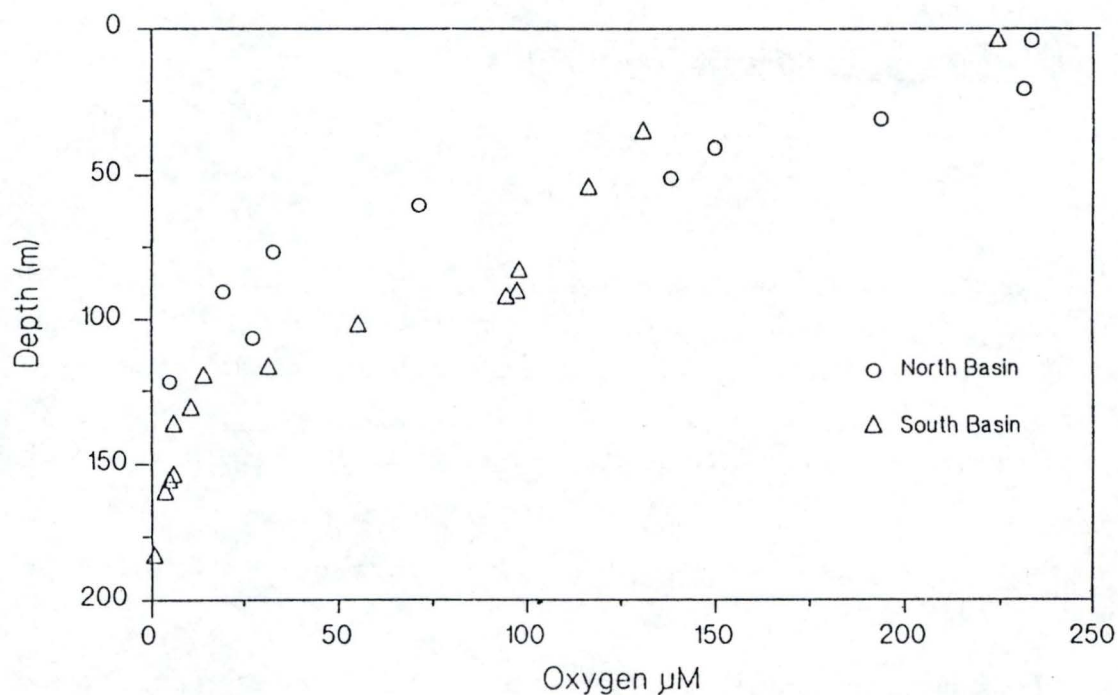


Figure 13 : Evolution de la concentration en oxygène en fonction de la profondeur dans la zone oxique (+ : Bassin de Kigoma; Δ : Bassin de Kipili)
(Edmond *et al.*, 1993)

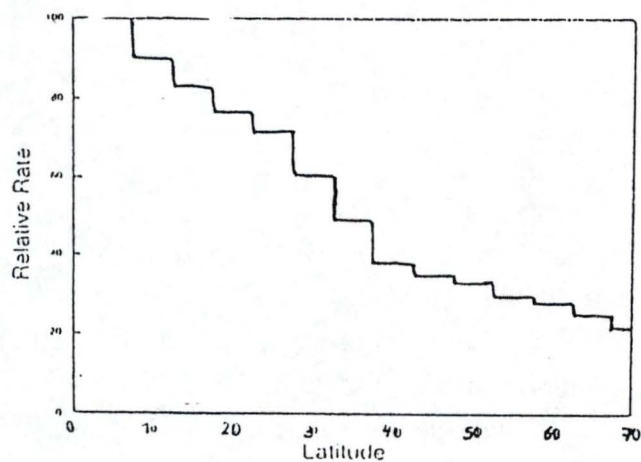


Figure 14 : Illustration de l'effet direct de la température sur la régénération des nutriments dans la couche de mélange à un Q_{10} de 2
(Lewis, 1987)

symptomatique d'une fluctuation de la profondeur du métalimnion. Cela va également permettre de garder une concentration en nutriments plus importante dans l'épilimnion du bassin Sud (Coulter, 1991).

Les concentrations en oxygène dissous vont être affectées par les upwellings. En effet, à cette période, les eaux anoxiques de l'hypolimnion peuvent atteindre la surface ce qui réduit fortement les concentrations des couches supérieures (Coulter et Spigel, 1991).

Remarque : Dans le monimolimnion (anoxique) l'eau est chargée en H_2S (jusque 1 mg/litre). Il provient de la décomposition de la matière organique par des organismes anaérobies qui utilisent le soufre à la place de l'oxygène comme accepteur de protons.

3.4 Les nutriments

Les températures élevées de l'eau rencontrées en région tropicale influencent la disponibilité des nutriments de deux façons différentes (Lewis, 1987) : d'une part, elles permettent un recyclage rapide de la matière organique (Figure 14) et d'autre part, elles régissent leur répartition dans la colonne d'eau, résultat de la stratification du lac.

La stratification permanente du Lac Tanganyika provoque un appauvrissement des couches supérieures en nutriments. Cette perte en nutriments est d'autant plus importante qu'il est méromictique ce qui empêche les eaux du monimolimnion chargées en nutriments d'être ramenées en surface.

La répartition des nutriments dans le mixolimnion dépend principalement de son hydrodynamisme saisonnier.

Durant la saison des pluies, le mixolimnion est stratifié de façon stable. Les nutriments quittent l'épilimnion par sédimentation et s'accumulent au niveau du métalimnion et de l'hypolimnion (Coulter, 1991). Les processus physiques qui permettent un retour des nutriments dans l'épilimnion sont la diffusion verticale et les échanges à la limite entre l'épilimnion et le métalimnion.

Par contre, pendant la saison sèche, des mélanges verticaux vont permettre de remonter les réserves de nutriments du métalimnion dans l'épilimnion. De plus, les upwellings observés à l'extrémité du bassin Sud et éventuellement du bassin Nord vont ramener en surface une quantité importante en nutriments, peut-être en accentuant les échanges à l'interface entre le méta- et l'épilimnion.

Les vagues internes jouent également un rôle important car elles permettent la remontée de nutriments, tout le long du lac.

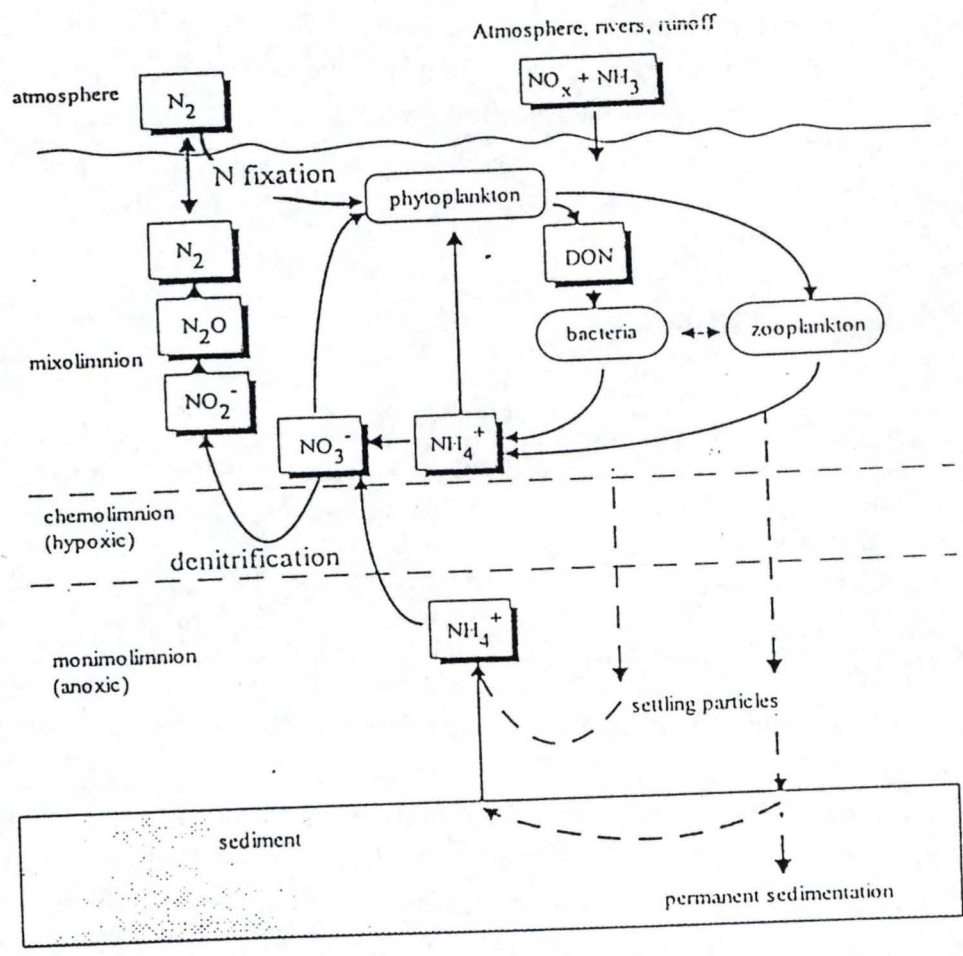


Figure 15 :Le cycle de l'azote dans les lacs africains méromictiques (Hecky *et al.*, 1996)

3.4.1 L'azote (N)

L'azote est présent en faible quantité dans l'épilimnion à cause de l'importante assimilation par les producteurs primaires. Cependant, les concentrations minimales sont mesurées au niveau de l'oxycline provoquée par une intense dénitrification ou d'autres processus hétérotrophes microbiens (Rudd dans Coulter, 1991).

La dénitrification, réalisée par les bactéries, utilise les nitrates comme accepteurs finaux d'électron lors de la décomposition de la matière organique. Ils vont être transformés en NO_2^- puis en N_2O avant de donner du N_2 (Figure 15) qui va s'équilibrer avec les concentrations atmosphériques (Hecky et al., 1996).

En-dessous de 300 mètres, la concentration en ammoniacque augmente avec la profondeur tandis que les nitrites et les nitrates restent dans la même gamme de concentration que dans l'épilimnion (Figure 16).

A cause du long temps de résidence de l'eau et de la charge importante en nutriments des eaux profondes, la productivité du lac repose principalement sur l'apport interne en nutriments. Pour l'azote, cela ne peut être le cas à cause de l'importante dénitrification se déroulant au niveau de l'oxycline. D'après Edmond *et al.* (1993), cela rend la balance en N dans le mixolimnion précaire car il faut des apports continus dans les eaux de surface pour compenser les pertes dues à la dénitrification. Les sources d'apport pourraient être les précipitations, les apports par les rivières et surtout les fixations biologiques de l'azote atmosphérique (par les bactéries et les algues bleues à hétérocystes : *Anabaena* et *Anabaenopsis*).

3.4.2 Le phosphore (P)

Dans les différentes formes sous lesquelles le phosphore est présent dans les eaux d'un lac, les producteurs primaires utilisent principalement les formes inorganiques c'est à dire les orthophosphates ou phosphore réactif dissous (SRP) (H_2PO_4^- , HPO_4^{2-} , PO_4^{3-}). Dans le Lac Tanganyika, presque tout le phosphore est présent sous forme d'orthophosphates. Les concentrations en phosphore sont faibles dans l'épilimnion et augmentent régulièrement en-dessous de l'épilimnion (Figure 16).

Les apports en phosphore dans l'épilimnion sont assurés par les précipitations mais surtout par la remise en disponibilité des orthophosphates à partir des eaux du métalimnion lors des épisodes de mélange et par les échanges à l'interface méta-épilimnion.

3.4.3 Le silicium (Si)

Le silicium est particulièrement important pour les diatomées qui l'utilisent sous forme de silice (SiO_2) lors de l'élaboration de leur frustule.

Dans le Lac Tanganyika, les concentration en Si augmentent avec la profondeur (Figure 16).

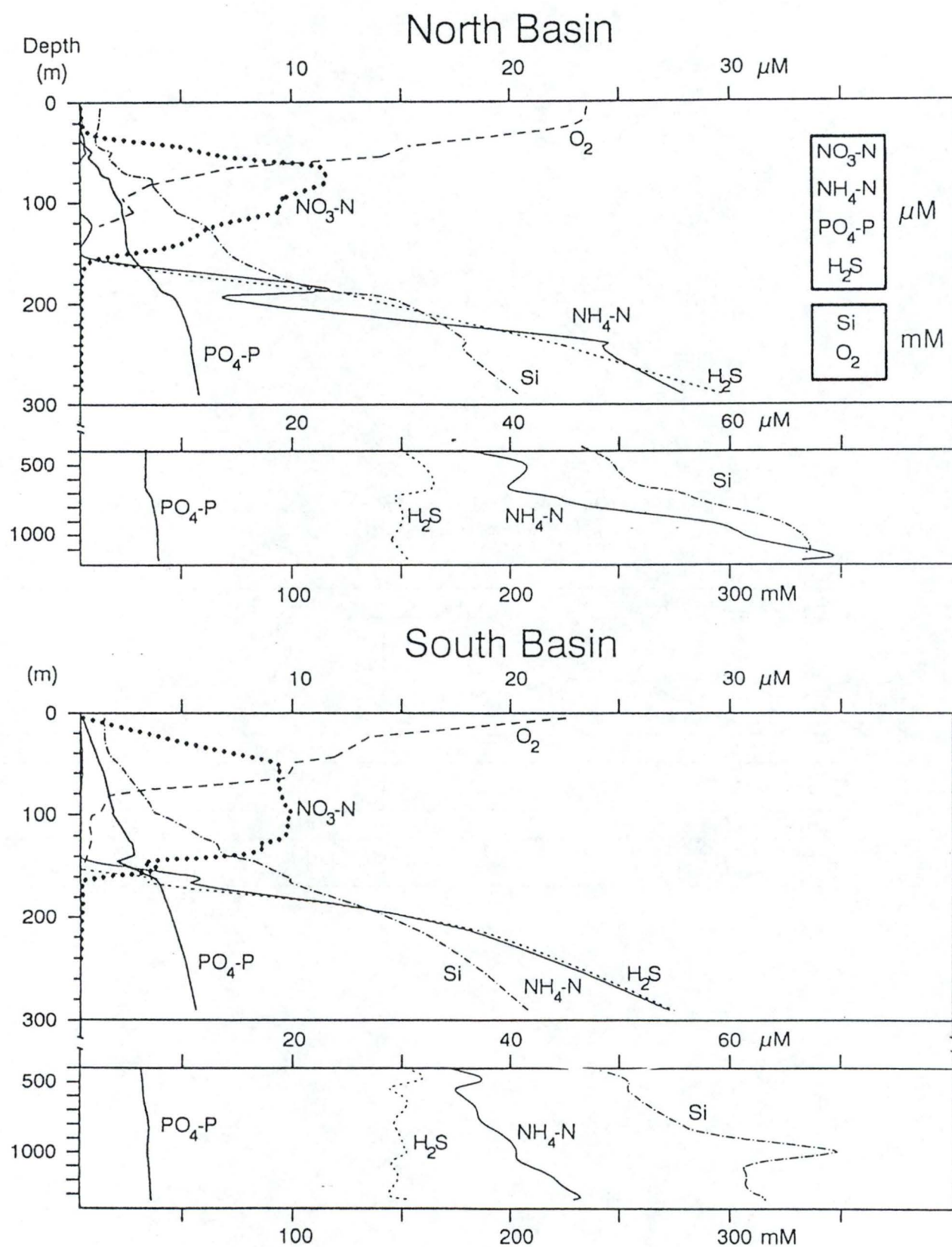


Figure 16 : Distribution des nutriments dans la colonne d'eau
(Coulter, 1991)

Tableau 3 : Contribution des différentes sources à l'apport des nutriments
(d'après Coulter, 1991)

	N	P	Si
Source d'apport	Moles.m⁻².an⁻¹		
Pluies	0,086	0,017	En trace
Rivières	0,005	0,002	0,16
Mélange vertical (diffusion turbulente)	0	0,19	6,6
Total	0,091	0,209	6,76
N ₂ -Fixation (N :P = 16)	3,2		
Masse	Moles.m⁻²		
0-200 mètres	1,23	0,23	5,2
Lac complet	15,8	2,6	1088
Temps de résidence	années		
0-200 m (y compris fixation de N)	0,4	1,0	0,8
Lac complet (y compris fixation de N ₂)	4,9	140	6800

La source principale de Si pour les organismes planctoniques siliceux provient de l'hypolimnion. En effet, bien que les rivières soient relativement riches en Si par rapport au P, elles apportent moins de 3 % du Si qui entre dans le mixolimnion (Tableau 3).

3.4.4 Limitation de la croissance algale par les nutriments

Un nutriment est considéré comme limitant quand sa disponibilité dans le milieu ne peut pas satisfaire la demande des producteurs primaires. En milieu pélagique, N, P et dans une moindre mesure Si, sont potentiellement limitants. Pour évaluer quel nutriment est limitant à un moment donné, on utilise plusieurs méthodes. Une de ces méthodes est l'analyse des rapports C:N:P dans le seston (matière en suspension totale, comprenant le phytoplancton), et on compare les rapports mesurés au "Redfield Ratio" (rapport C:N:P, en atome, de 106 :16 :1). Si les valeurs obtenues sont supérieures au Redfield Ratio, on peut suspecter une limitation dans la croissance du phytoplancton. L'azote ne sera pas limitant tant que le C:N sera inférieur à 8,3 alors que le rapport C:P devra être supérieur à 129 pour que le phosphore soit limitant (Healey and Hendzel, 1979).

Dans le cas où on a une limitation par le P et par l'N, on calcule le rapport entre l'N et le P pour déterminer lequel est limitant. Dans ce cas, on s'intéresse au rapport N :P. Lorsque ce rapport est inférieur à 20, l'azote est limitant pour la croissance phytoplanctonique alors que la limitation par le phosphore surviendra lorsque le rapport N:P est supérieur à 50 (Guildford and Hecky, 2000).

D'après Hecky *et al.* (1991), dans la colonne d'eau du Lac Tanganyika, le rapport N :P est aux alentours de 8 :1 excepté pour une petite portion de profondeur juste en-dessous de la thermocline où des valeurs plus importantes apparaissent. Ces valeurs sont dues au recyclage à partir des particules qui proviennent de l'épilimnion.

En-dessous de 300 mètres, l'ammoniaque et les phosphates augmentent avec la profondeur dans approximativement un rapport N :P de 16 :1, proche du Redfield Ratio (Edmond *et al.*, 1993).

Järvinen *et al.* (1996) ont étudié la stoechiométrie des nutriments particuliers du lac pendant la saison des pluies.

Les rapports C :N et C :P indiquent tous les deux une déficience modérée en N et en P.

Tableau 4 : Rapport C:N:P
(d'après Järvinen *et al.*, 1996)

	Rapport (par atome)
C:N	6 à 15
C:P	129 à 258
N:P	± 22
C:N:P épilimnétique (moyenne sur 100 m)	180,0:20,8:1
C:N:P (0-40 m)	168,3:19,1:1

Au cours de la même croisière, ils ont également effectué des bioessais. Les résultats obtenus montrent une très légère augmentation de la production primaire lors de l'ajout de phosphore et une production primaire un peu plus importante lors de l'ajout simultané de C, N et P (Figure 17). Cependant, les rapports C:N:P mesurés avant les expériences n'indiquaient pas de limitation par les nutriments.

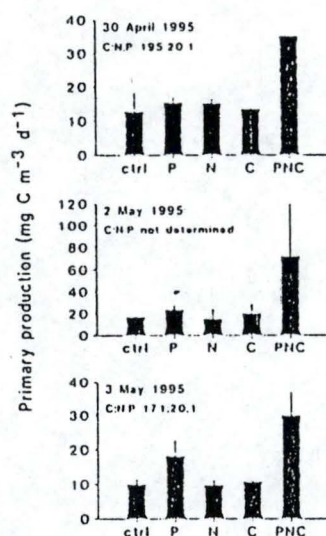


Figure 17 : Effet de l'enrichissement en nutriments sur la production primaire phytoplanctonique du Lac Tanganyika pendant la saison des pluies (Järvinen *et al.*, 1999)

IV Le phytoplancton

4.1 Les communautés phytoplanctoniques

Les premières études quantitatives du phytoplancton sur le Lac Tanganyika ont été réalisées en 1975.

Le phytoplancton des grands lacs africains est caractérisé par la dominance des Cyanophycées, des Chrysophycées et des diatomées. Au niveau du Lac Tanganyika, les Chrysophycées sont particulièrement importantes (Hecky et Kling, 1987). Cette abondance serait due à l'état relativement oligotrophe du Lac Tanganyika par rapport aux autres lacs tropicaux.

Mise à part cette caractéristique, la diversité spécifique du lac n'est pas fortement différente des autres lacs tropicaux ou tempérés (Hecky et Kling, 1981).

4.2 Distribution spatiale du phytoplancton

4.2.1 Distribution horizontale

A partir de récoltes réalisées durant quelques jours à différents endroits du lac, West (1907) et Van Meel (1954) ont tous deux conclu que la communauté phytoplanctonique du Lac Tanganyika n'était pas uniforme (Coulter, 1991).

Au cours de l'année 1975, Hecky et Kling ont réalisé deux croisières afin d'étudier la répartition du phytoplancton suivant la longueur du lac.

La croisière d'avril-mai visait à déterminer les communautés phytoplanctoniques après une période prolongée de stratification de saison humide. Les cyanophytes, chlorophytes et chrysophytes étaient les groupes dominants dans les régions pélagiques. La principale différence entre les régions concernait les espèces de cyanophytes présentes ; au sud, la cyanophyte filamenteuse *Anabaena flos-aquae* Elenk. prime, alors que dans la partie nord la cyanophyte coccoïde *Chroococcus* spp prédomine (Figure 18).

La croisière d'octobre a été menée pour caractériser le phytoplancton après la saison sèche et venteuse. La distribution du phytoplancton était plus variable à ce moment qu'au cours de la première croisière (Figure 19).

La distribution de la chlorophylle a* dans les eaux de surface permet de différencier trois masses d'eau assez différentes qui possèdent également des espèces phytoplanctoniques dominantes différentes. Durant la croisière d'avril, la concentration en chlorophylle a était 2 fois plus importante dans les bassins Nord et Sud ($0,7 \text{ mg.m}^{-3}$) que dans la partie centrale du lac ($0,3 \text{ mg.m}^{-3}$). En comparaison avec la première croisière, la concentration moyenne en

* la chlorophylle a, présente dans toutes les espèces algales, permet d'avoir une bonne estimation de la biomasse phytoplanctonique totale

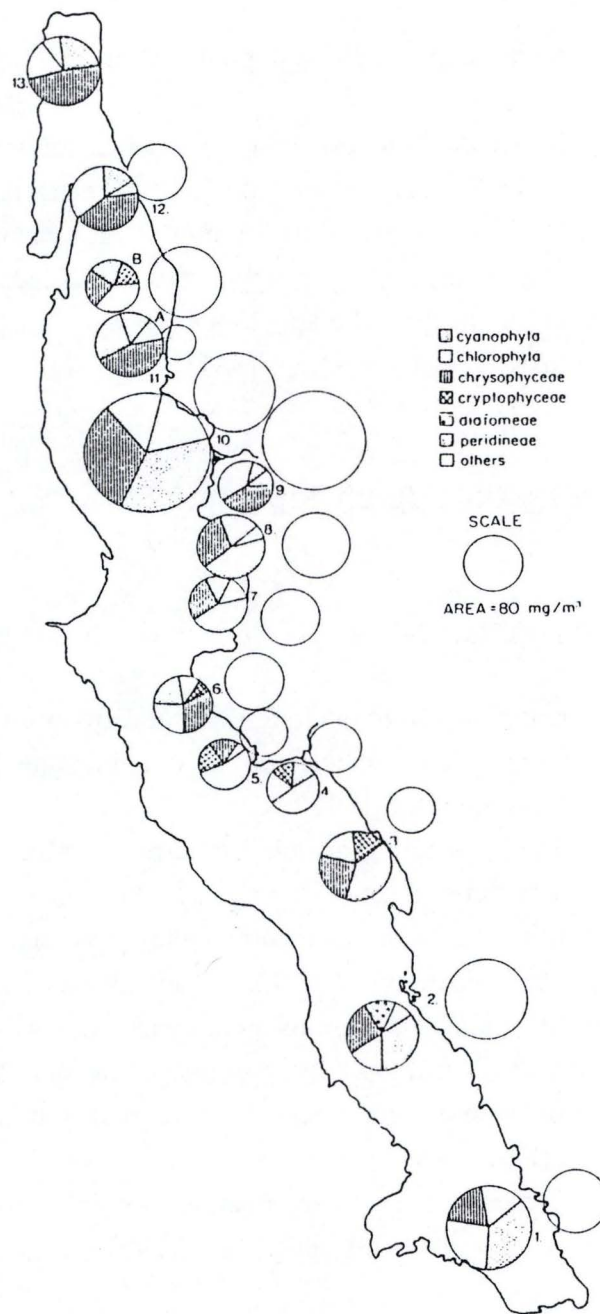


Figure 18 : Composition et biomasse algale dans le Lac Tanganyika Avril-Mai 1975
(Coulter 1991 d'après Hecky *et al.*, 1978)

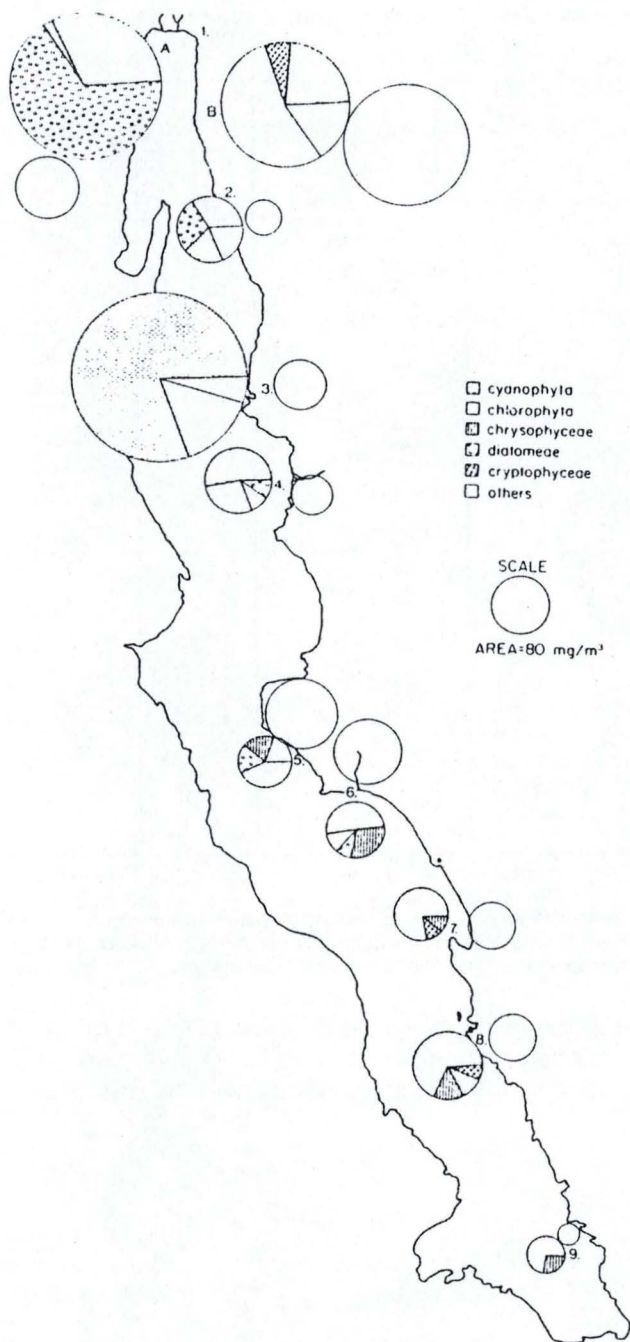
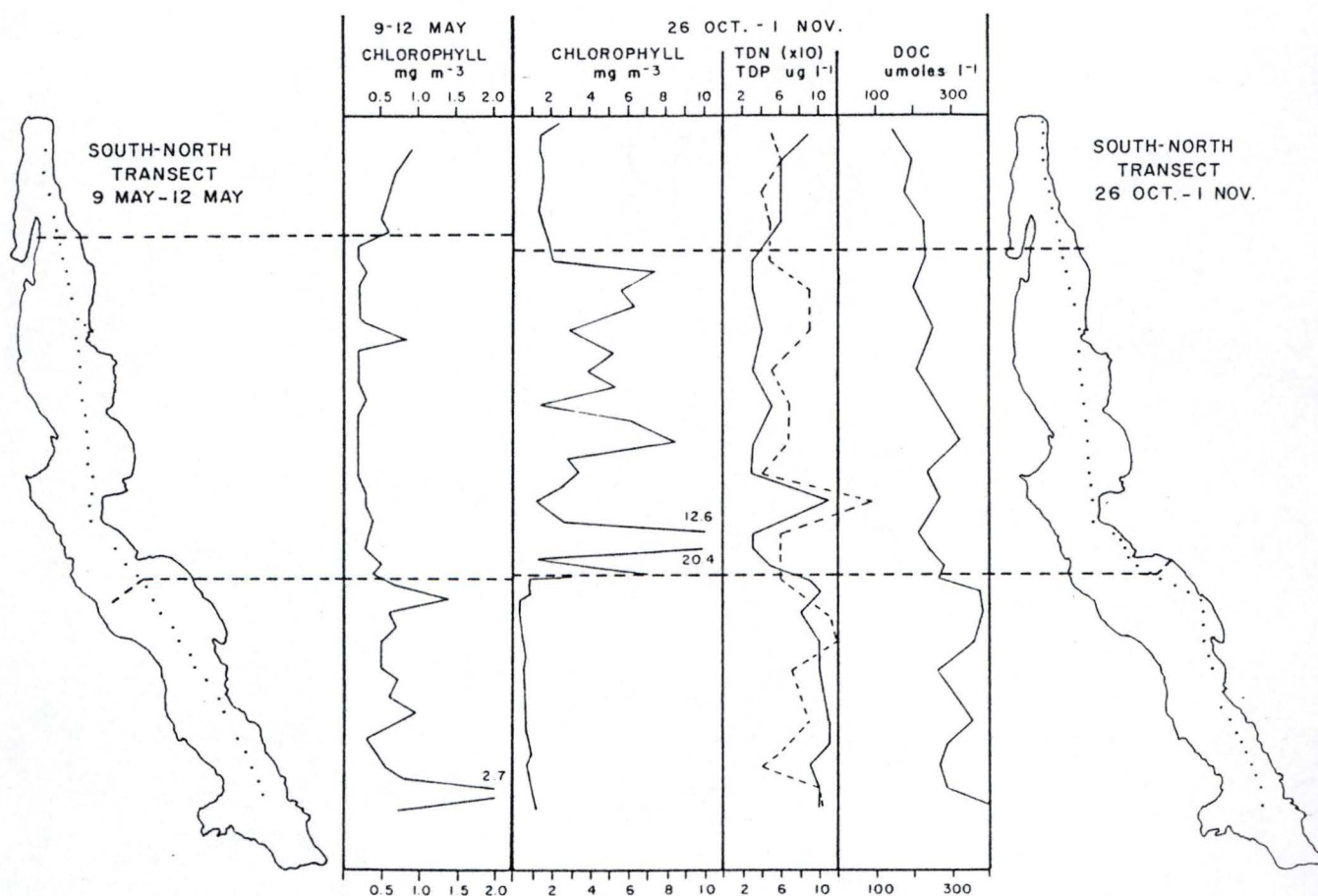


Figure 19 :Composition et biomasse algale dans le Lac Tanganyika Octobre-Novembre 1975
(Coulter 1991 d'après Hecky *et al.*, 1978)



Chlorophyll and nutrient concentrations in surface waters of Lake Tanganyika during two brief transects in 1975. Horizontal dashed lines are suggested water mass boundaries for north, central and south regions. TDN(—) is plotted as one-tenth actual concentration. Station locations are projected orthogonally to vertical axis of graph (from Hecky & Kling, 1981).

Figure 20 :Distribution horizontale de la chlorophylle a et de nutriments dans les eaux de surface du Lac Tanganyika en 1975 (Coulter, 1991,d'après Hecky et Kling, 1981)

chlorophylle a, au cours de la croisière d'octobre, était plus importante dans le bassin Nord ($1,6 \text{ mg.m}^{-3}$), semblable dans le bassin Sud ($0,6 \text{ mg.m}^{-3}$) et beaucoup plus importante dans la partie centrale du lac ($5,2 \text{ mg.m}^{-3}$) (Figure 20). En conclusion, le Lac Tanganyika ne peut être considéré comme étant uniforme du point de vue de la répartition de ces espèces. (Hecky, 1991)

Les différences spatiales dans le Lac Tanganyika sont à mettre en relation avec la durée, la nature et l'intensité des mélanges. Lorsque la stratification du lac est stable et prolongée, les conditions du lac sont plus uniformes.

4.2.2 Distribution verticale

Hecky *et al.* (1978) ont observé une répartition uniforme du phytoplancton dans les 30 premiers mètres avec généralement, une concentration plus importante dans les 20 premiers mètres.

Sur des échantillons d'eau des 50 premiers mètres, H.J. Kling a trouvé une chute rapide de l'abondance du phytoplancton en-dessous de 20-30 mètres.

4.3 Distribution temporelle du phytoplancton

Les cycles saisonniers dans les grands lacs africains correspondent assez bien au cycle de stratification. Les conditions stratifiées favorisent les Cyanobactéries et les Chlorophytes alors que les périodes de mélange favorisent les diatomées et les Chrysophytes (Hecky et Kling, 1987 ; Talling, 1987).

Dans le Lac Tanganyika et les autres lacs du rift, les trois phases du cycle de stratification ont chacune une communauté phytoplanctonique caractéristique (Figure 21).

- En mars-avril, peu après la fin des pluies, la période de stratification stable est caractérisée par la dominance des chlorophycées de petite taille et des cyanophycées.

- En mai, les chrysophytes augmentent de façon remarquable, suivies par les diatomées (*Nitzschia* et *Stephanodiscus*) en juin, juillet et août quand l'épilimnion est à sa profondeur maximale de l'année. Durant cette période de mélange profond, les cyanophytes deviennent moins abondantes. Il y a une faible augmentation de la biomasse algale.

- Le maximum de biomasse est observé aux mois de septembre, octobre et novembre. A ce moment, *Anabaena flos-aquae* fait une apparition soudaine dans le bassin Nord. Cela peut-être expliqué par le fait qu'au moment du mélange, il y a une remontée plus importante de phosphore que d'azote. Cette algue qui possède des hétérocystes lui permettant de fixer l'azote atmosphérique est favorisée. La fin du bloom correspond à une augmentation du zooplancton qui broute les algues.

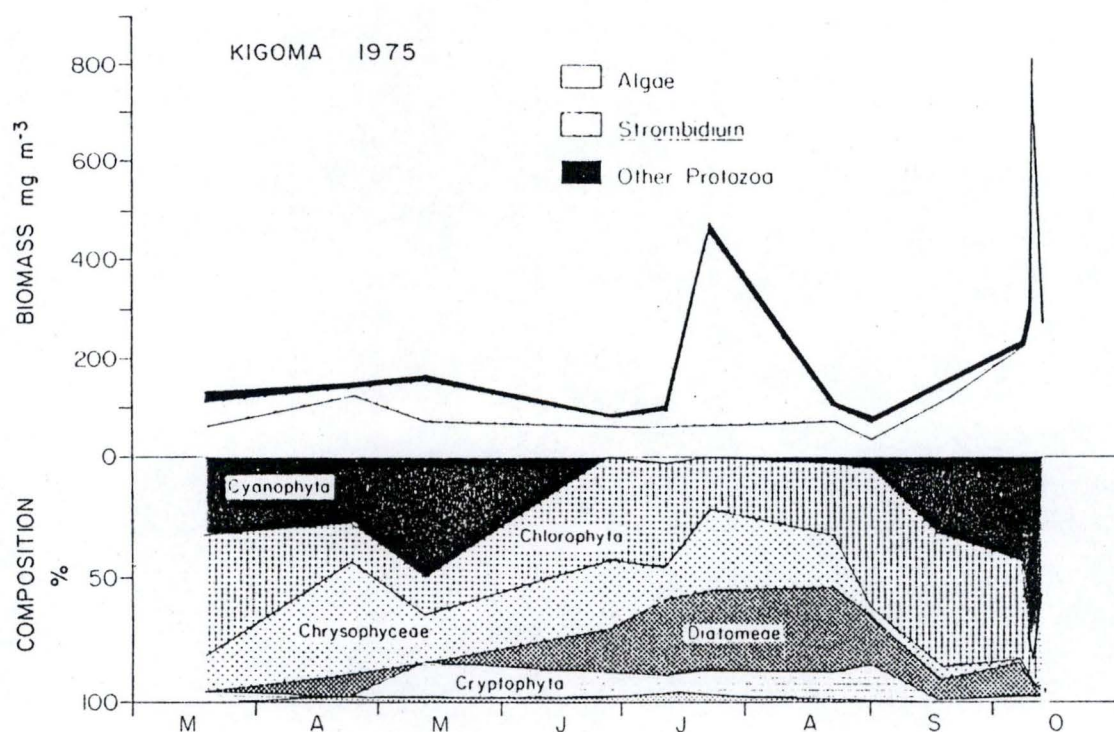


Figure 21 : Succession saisonnière et composition du phytoplancton et du protozooplancton dans le bassin Nord du Lac Tanganyika (Kigoma) en 1975
(Coulter, 1991, d'après Hecky et Kling, 1981)

4.4 Ecologie du phytoplancton

Dans les lacs tempérés, la stratification va jouer un rôle important dans le contrôle de la disponibilité de la lumière et des nutriments pour la croissance du phytoplancton.

Dans les lacs tropicaux, Talling a également mis en évidence un cycle saisonnier de température. Bien que les fluctuations soient de faible amplitude, elles sont suffisantes pour affecter les autres propriétés limnologiques.

Dans les lacs tropicaux, la température élevée permet la régénération rapide des nutriments. Cependant, la stratification de la colonne d'eau reste une barrière importante empêchant la remontée des nutriments recyclés. Une grande partie des nutriments va donc être perdue dans les eaux profondes.

Dans le Lac Tanganyika, une partie des nutriments est ramenée en surface au moment des "upwellings" ce qui augmente la turbidité de l'eau. Pour cette raison, on n'observe pas d'augmentation significative de la biomasse algale durant la période de mélange car les algues ont leur croissance limitée par la faible disponibilité en lumière.

Ce n'est qu'au début de la saison des pluies que la biomasse algale augmente. En effet, à ce moment, des conditions optimales de lumière et nutriments sont rencontrées. La plupart des espèces du phytoplancton vont atteindre leur densité maximale au cours de cette période.

Les diatomées ne sont abondantes que pendant la période de mélange. Les conditions de faible luminosité, de forte concentration en nutriments et de turbulence doivent favoriser le développement de ce taxon.

4.5 La production primaire du Lac Tanganyika

4.5.1 Introduction

La productivité primaire d'un lac dépend non seulement de la quantité de nutriments disponibles mais également de la lumière dans la colonne d'eau. Pour cette dernière, la profondeur maximale où la photosynthèse nette est toujours possible correspond à celle où il ne reste plus que 1 % de l'intensité lumineuse incidente. Cette profondeur définit la limite inférieure de la zone euphotique. En-dessous de cette limite, on estime que la photosynthèse n'est plus suffisante pour compenser la respiration.

Dans le Lac Tanganyika, la zone de mélange est souvent plus profonde que la zone photique. La lumière peut alors devenir un facteur défavorable pour la croissance algale lorsque les algues sont entraînées en-dessous de la zone photique (Hecky *et al.*, 1991).

A

TROPHIC TYPE	MEAN PRIMARY PRODUCTIVITY (mg C m ⁻² DAY ⁻¹) ^a	PHYTO- PLANKTON DENSITY (cm ³ m ⁻³)	PHYTO- PLANKTON BIOMASS (mg C m ⁻³)	CHLORO- PHYLL <i>a</i> (mg m ⁻³)	DOMINANT PHYTO- PLANKTON	LIGHT EXTINC- TION COEFFI- CIENTS (m m ⁻¹)	TOTAL ORGANIC CARBON (mg l ⁻¹)	TOTAL P (μg l ⁻¹)	TOTAL N (μg l ⁻¹)	TOTAL INORGANIC SOLUBLE (mg l ⁻¹)
Ultraoligotrophic	<50	<1	<50	0.01-0.5		0.03-0.8		<1-5	<1-250	2-15
Oligotrophic	50-300		20-100	0.3-3	Chrysophyceae, Cryptophyceae, Dinophyceae, Bacillariophyceae	0.05-1.0	<1-3			
Oligomesotrophic		1-3						5-10	250-600	10-200
Mesotrophic	250-1000		100-300	2-15		0.1-2.0	<1-5			
Mesoeutrophic		3-5						10-30	500-1100	100-500
Eutrophic	>1000		>300	10-500	Bacillariophyceae, Cyanophyceae, Chlorophyceae, Euglenophyceae	0.5-4.0	5-30			
Hypereutrophic		>10						30->5000	500->15000	400-600
Dystrophic	<50-500		<50-200	0.1-10		1.0-4.0	3-30	<1-10	<1-500	5-200

Modified from Likens (1975), after many authors and sources.

^aReferring to approximately net primary productivity, such as measured by the ¹⁴C method.

B

PARAMETER (ANNUAL MEAN VALUES)	OLIGOTROPHIC	MESOTROPHIC	EUTROPHIC	HYPEREUTROPHIC
Total phosphorus (mg m ⁻³)				
Mean	8.0	26.7	84.4	-
Range	3.0-17.7	10.9-95.6	16-386	750-1200
N	21	19	71	2
Total nitrogen (mg m ⁻³)				
Mean	661	753	1875	-
Range	307-1630	361-1387	393-6100	-
N	11	8	37	-
Chlorophyll <i>a</i> (mg m ⁻³) of phytoplankton				
Mean	1.7	4.7	14.3	-
Range	0.3-4.5	3-11	3-78	100-150
N	22	16	70	2
Chlorophyll <i>a</i> peaks (mg m ⁻³) ["worst case"]				
Mean	4.2	16.1	42.6	-
Range	1.3-10.6	4.9-49.5	9.5-275	-
N	16	12	46	-
Secchi Transparency Depth (m)				
Mean	9.9	4.2	2.45	-
Range	5.4-28.3	1.5-8.1	0.8-7.0	0.4-0.5
N	13	20	70	2

Based on data of an international eutrophication program. Trophic status based on the opinions of the experienced investigators of each lake. (Modified from Vollenweider, 1979.)

Tableau 5 :Classification trophique des lacs basée sur :
A :La productivité primaire du phytoplancton
B :Les concentrations en P, N, Chl *a*
(Wetzel, 1983)

4.5.2 Production primaire

La classement du Lac Tanganyika en fonction de ses caractéristiques trophiques pose toujours un problème à l'heure actuelle. En effet, sur base d'observations diverses (transparence élevée, peu de phytoplancton lors de certaines périodes, profondeur du lac, évolution de la température,...), les premiers chercheurs ont classé le lac comme étant oligotrophe. Cependant, en 1954, Van Meel a observé que certaines zones du lac étaient très productives sur base de blooms phytoplanctoniques denses et des mouvements journaliers de zooplancton et de poissons. Le lac a alors été classé comme étant "pseudo-eutrophe".

Remarque : Lorsqu'on compare les valeurs de chlorophylle *a* (Figure 20) dans le Lac Tanganyika et les limites données pour établir une classification des lacs (Tableau 5), le Lac Tanganyika se classe plus volontairement comme lac oligotrophe ou mésotrophe qu'eutrophe. Les caractéristiques eutrophes sont plus à considérer comme étant des phénomènes locaux et ponctuels.

La première mesure de production primaire a eu lieu en 1971. Elle a permis l'estimation de la production primaire journalière du lac à $0,5 \text{ g C. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$. Cependant, il y a une forte incertitude liée à cette estimation qui ne repose que sur une seule mesure (Hecky et Fee, 1981).

En 1981, Hecky et Fee ont estimé la production primaire du lac sur base de mesures réalisées au cours de deux croisières (une à la fin de la saison sèche et l'autre à la fin de la saison des pluies en 1975). La production primaire journalière moyenne a été évaluée à $800 \text{ mg C.m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$. En comparaison avec les autres lacs tropicaux, la production du Lac Tanganyika est assez faible (Tableau 6). Cependant, l'efficacité de transfert du carbone aux niveaux supérieurs de la chaîne trophique est très élevée. En effet, la production piscicole du lac ($120 \text{ Kg.ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$) est très importante par rapport à la production primaire.

Le rendement élevé de la structure trophique pourrait être dû à :

- une chaîne trophique très courte menant aux poissons exploités
- l'âge important du lac qui a permis la sélection de populations au rendement trophique très élevé.

La biomasse microbienne a également été évaluée. Ils ont estimé qu'elle était presque égale à la biomasse phytoplanctonique au niveau de la zone photique. Elle représente donc une source de nourriture potentielle importante pour la chaîne alimentaire pélagique.

Lors d'une étude plus récente, Sarvala *et al.* (1999) ont mesuré une production primaire beaucoup plus importante ($1666 \text{ mg C.m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$) et une production piscicole moindre qu'en 1981. Dans ce cas, l'efficacité du transfert de carbone le long de la chaîne trophique est plus faible. De plus, contrairement à Hecky et Fee, ils estiment que la communauté bactérienne ne joue pas un rôle important dans la chaîne alimentaire.

Tableau 6 : Production primaire et biomasse algale de différents lacs africains
(Hecky et Kling, 1987)

Lac	Production primaire (mg C.m ⁻² .jour ⁻¹)	Biomasse phytoplanctonique (mg.m ⁻³)	
		Moyenne	Maximum
Albert	840 – 3800	170	220
Edward	4300	1000	2000
Kivu	660 – 1000	1100	2100
Tanganyika	400 – 3100 (800)*	90 (150)*	1600
Malawi	240 – 1140 (700)*	150 (85)*	200

* :moyenne annuelle

Tableau 7 : Tableau comparatif entre les résultats de Hecky et Fee (1981)
et les résultats de Sarvala *et al.* (1999) concernant la productivité du lac

	<u>Hecky et Fee, 1981</u>	<u>Sarvala <i>et al.</i>, 1999</u>
Production primaire	146-1168 g C.m ⁻² .an ⁻¹	426-662 g C.m ⁻² .an ⁻¹
Production primaire moyenne	292 g C.m ⁻² .an ⁻¹	608 g C.m ⁻² .an ⁻¹
Production des pêches	120 Kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹	51 Kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹
Rapport de production	0,45 %	0,08 %
Conclusion	Très grand rendement	Faible rendement

STRUCTURE DU RESEAU TROPHIQUE PELAGIQUE AU LAC TANGANYIKA

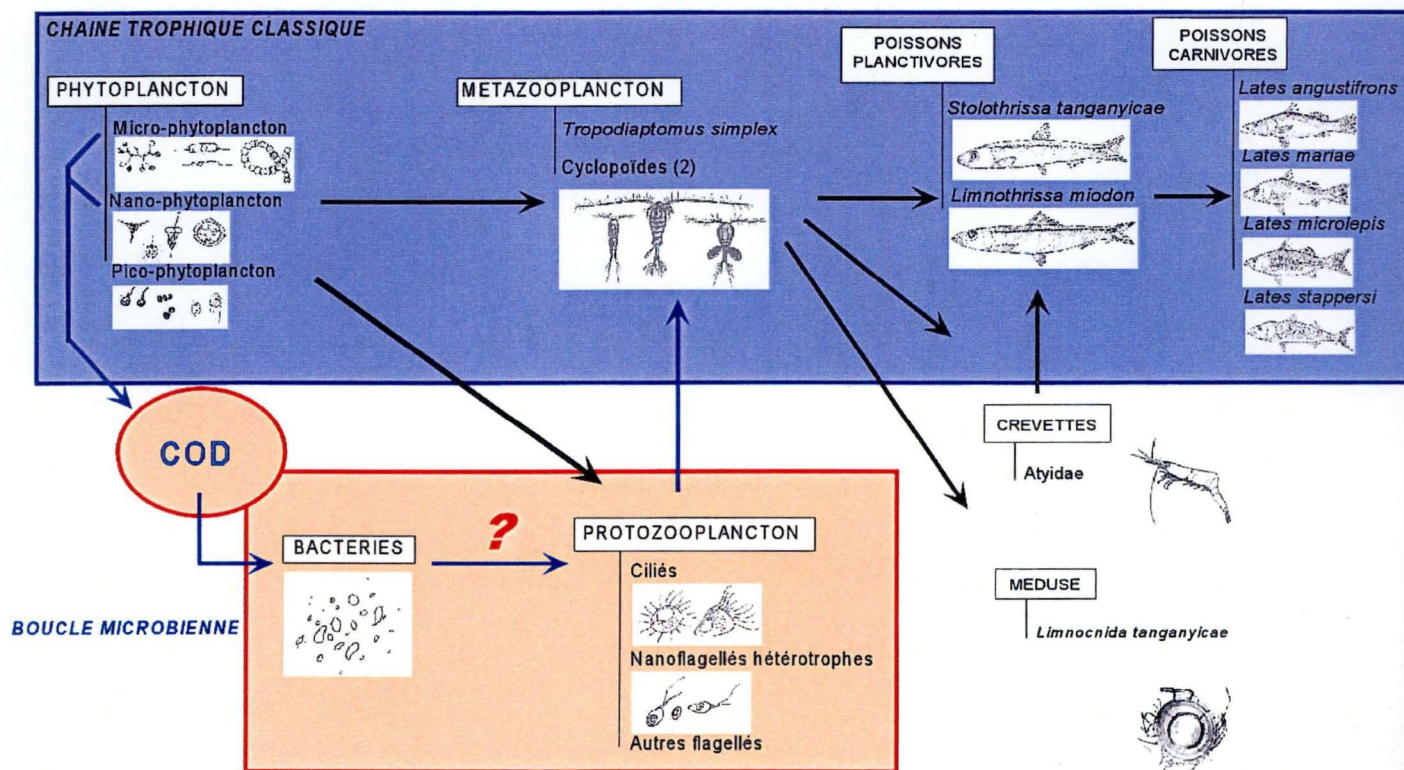


Figure 22: Structure du réseau trophique pélagique du Lac Tanganyika, prenant en compte la boucle microbienne (Pirlot comm pers inspiré de Coulter 1991 et Hecky et al., 1978)

4.6 L'excrétion algale et boucle microbienne

C'est au début des années 1980 que le concept de boucle microbienne est apparu. Dans cette nouvelle représentation de la structure de la chaîne trophique, les bactéries sont non seulement des minéralisateurs de matière organique, mais également des producteurs de biomasse disponible pour les niveaux trophiques supérieurs. La boucle microbienne permet d'utiliser le carbone organique dissous qui était normalement perdu dans la chaîne trophique classique.

Une des principales sources de matière organique dissoute utilisée par les bactéries est l'excrétion algale. En effet, lors de son développement, le phytoplancton excrète différentes molécules organiques. Le taux d'excrétion va dépendre de différents facteurs :

- l'espèce algale considérée
- l'âge de la cellule algale : certains chercheurs ont émis l'hypothèse qu'en vieillissant, les membranes des cellules algales deviennent plus poreuses ce qui permet une diffusion plus importante de molécules intracellulaires
- la disponibilité en nutriments : l'excrétion augmente lorsque les nutriments sont dans des concentrations limitantes pour la croissance phytoplanctonique
- l'intensité du rayonnement lumineux : lorsque le rayonnement lumineux est de trop forte intensité, l'excrétion algale augmente, il s'agirait surtout de glycolate produit par photorespiration

Les bactéries réassimilent une partie importante du carbone excrété par le phytoplancton. Cela permet d'observer une relation entre la production primaire phytoplanctonique et la réassimilation bactérienne.

V Conclusions et objectifs

Au cours de l'année, la production du lac dépend fortement de l'hydrodynamique du lac à cause de sa stratification permanente. Les Alizés du Sud-Est ont une influence toute particulière. En effet, ces vents permettent l'apparition d'"upwellings" qui provoquent une remise en suspension des nutriments dans l'épilimnion. La production primaire du lac va alors atteindre son pic maximum peu de temps après, lorsque les conditions de luminosité redeviennent optimales.

Les mesures de production primaire brute réalisées dans le Lac Tanganyika au cours de deux campagnes différentes (Hecky et Fee, 1981 et Sarvala *et al.*, 1999) en donnent une estimation relativement différente, respectivement 400 et 608 gC.m⁻².an⁻¹.

L'objectif de ce mémoire est donc d'assurer un suivi régulier de la production primaire a été réalisé afin d'avoir une bonne estimation de cette dernière au cours de la saison des pluies et de tenter de mettre en évidence les différents facteurs qui l'influencent.

Dans un même temps, il a été réalisé différentes expériences afin de tenter une première approche des mesures de l'excrétion algale dans le Lac Tanganyika ce qui, jusqu'à présent, n'a pas encore été réalisé.

Matériel et Méthodes

I Analyses physico-chimiques

1.1 Prélèvements et conservation des échantillons

Les échantillonnages ont eu lieu chaque semaine durant 12 semaines pendant la saison des pluies (de février à fin avril) à Kigoma, dans le bassin Nord du Lac Tanganyika (**Latitude:** S 04°51.26' **Longitude:** E 29°35.54').

A chaque échantillonnage, différents prélèvements et mesures ont été réalisés : mesures physico-chimiques, dosages des nutriments et de la chlorophylle a, incubations pour la production primaire et filtrations en vue d'analyser la composition élémentaire et l'analyse des pigments par HPLC.

Chaque semaine, 10 litres d'eau ont été prélevés à l'aide de bouteilles de type Hydrobios de 5 litres tous les 10 mètres (excepté à 90 mètres) jusqu'à 100 mètres. Les échantillons étaient conservés au froid et à l'obscurité en vue des filtrations futures.

En supplément, un échantillon moyen de la zone photique de 20 litres a été réalisé avec 5 litres prélevés à 0-10-20 et 30 mètres.

1.2 L'alcalinité

La mesure d'alcalinité de l'eau est basée sur une méthode colorimétrique. L'alcalinité a été mesurée le lendemain de l'échantillonnage en titrant 50 ml d'eau filtrée par de l'HCl 0,1 N en présence d'un indicateur qui vire à pH 4. Cette méthode permet de mesurer l'alcalinité totale, c'est à dire essentiellement les ions HCO_3^- et CO_3^{2-} .

1.3 Température, pH, Oxygène, Conductivité, Turbidité

Les différentes mesures sont réalisées à chaque échantillonnage sur le terrain. Toutes les mesures sont réalisées en même temps grâce au CTD (Conductivity, Temperature, Depth Recorder) de type SEACAT SBE 19-01 sur lequel sont fixées les différentes sondes supplémentaires :

- oxygène (DO) : Mod N° 23-01
- pH : Mod N° 18-I

La température et l'oxygène ont également été mesurées à l'aide d'une sonde YSI 5739.

1.4 Transparence de l'eau

La transparence de l'eau est mesurée, au point d'échantillonnage, chaque semaine grâce au disque de Secchi.

La profondeur à partir de laquelle le disque de Secchi n'est plus visible correspond à peu près à 15 % de l'intensité lumineuse dans la colonne d'eau.

A partir de la longueur déterminée par le disque de Secchi, on peut calculer le coefficient d'extinction de la lumière dans la colonne d'eau grâce à la formule :

$$k = 2/P$$

Où k : coefficient d'extinction de la lumière (m^{-1})

P : profondeur mesurée à l'aide du disque de Secchi (m)

Grâce au coefficient d'extinction, la profondeur de la zone photique va être estimée à l'aide de la formule :

$$Z_{eu} = 4,6/k$$

Où Z_{eu} : profondeur de la zone photique

k : coefficient d'extinction de la lumière

Le coefficient d'extinction a également été évalué à partir de mesures d'intensités lumineuses dans l'air (I_0) et sous l'eau à différentes profondeurs (I_z). Les mesures d'intensité lumineuse dans l'air ont été effectuées à l'aide d'un pyrohéliomètre tandis que les intensités sous l'eau ont été mesurées à l'aide de sondes submersibles de types "Spherical :SR N°SPQA 2365" et "Spherical : SR N° SPQA 1777".

Le coefficient d'extinction verticale est calculé par régression grâce à la formule :

$$\ln (I_z/ I_0) = kz$$

Où I_z et I_0 sont en $\mu E/m^2.s$

z est en mètres

Remarque : Lors des échantillonnages, un problème technique a empêché de déterminer k à l'aide des mesures d'intensités lumineuses. Le coefficient d'extinction verticale a donc été déterminé uniquement sur base des évaluations effectuées avec le disque de Secchi.

Malheureusement, un coefficient de correction à apporter au k déterminé grâce au disque de Secchi à partir des mesures d'intensités lumineuses n'était pas disponible au moment des calculs pour déterminer la limite de la zone photique.

1.5 Les nutriments

L'analyse des nutriments se déroule au laboratoire, le lendemain de l'échantillonnage.

1.5.1 L'azote

L'azote dissous dans l'eau est présent sous forme de nitrates, nitrites et d'ammoniaque. Les dosages se font à partir d'eau filtrée sur un filtre en fibres de verre Macherey-Nagel GF/5

a. Les nitrites

Les nitrites ont été dosés à l'aide du kit Nanocolor® Test 67. Le principe de la méthode consiste en une détermination spectrophotométrique à l'aide de l'acide sulfanilique et du 1-naphtylamine. La lecture de l'absorbance est réalisée à 520 nm dans des cellules en quartz de 40 mm.

b. Les nitrates

Les nitrates ont été dosés à l'aide du kit Nanocolor® Test 1-63. La détermination spectrophotométrique se fait après la réduction des nitrates en nitrites. La méthode de dosage appliquée ensuite est semblable à celle utilisée pour les nitrites.

Remarque : des problèmes de conservation avec le kit pour la détermination de l'ammonium ont empêché la détermination de ce dernier.

1.5.2 Le phosphore

a. Les orthophosphates

La concentration des orthophosphates dans l'eau est mesurée à partir d'eau filtrée par la formation, en présence d'un complexe de molybdate d'ammonium en milieu acide, d'un complexe phosphomolibdique qui, réduit par l'acide ascorbique, développe une coloration bleue. Celle-ci permet un dosage colorimétrique par lecture de l'absorbance à 882 nm et ce à l'aide de cellules de 40 mm.

b. Le phosphore total

Le dosage du phosphore total se réalise à partir de l'eau brute. Afin de pouvoir doser le phosphore ultérieurement, chaque échantillon d'eau (± 40 ml) a été fixé avec 0,5 ml d'acide sulfurique et conservé à l'obscurité. Pour doser le phosphore total, du persulfate de potassium et de l'acide sulfurique sont rajoutés à l'échantillon afin d'oxyder le phosphore et ensuite de l'hydrolyser en orthophosphates. C'est sous cette forme que va se réaliser le dosage (voir dosage des orthophosphates).

1.5.3 La silice

La silice a été dosée à l'aide du kit Nanocolor® Test 1-48.

Le dosage a été réalisé à partir d'eau filtrée grâce à la méthode au molybdate de sodium. C'est une détermination photométrique du bleu de molybdène après la réduction de l'acide silicomolybdique. L'absorbance est lue à 690 nm dans des cellules en quartz de 10 mm.

II Mesure de la biomasse du phytoplancton

2.1 Procédure d'extraction

L'estimation de la biomasse algale peut se faire via la quantification de la chlorophylle a.

Le jour de l'échantillonnage, trois litres de chaque échantillon sont filtrés sur un filtre Macherey-Nagel GF/F.

L'extraction du matériel algal retenu sur les filtres est réalisée en plaçant le filtre dans une fiole à scintillation en verre de 20 ml, dans laquelle on additionne 10 ml d'acétone 90% de qualité HPLC. On procède ensuite à une sonication dans un bain à ultra-sons Bransonic R, dans de la glace fondante, pendant 15 min. Les fioles sont alors placées une nuit au frigo à 4°C, puis soniquées à nouveau, dans le même appareillage, pendant 15 min. L'extrait est ensuite filtré sur des cartouches filtrantes de 0,22 µm de porosité et placé dans une fiole en verre sombre de 3 ml. Ces fioles sont stockées au congélateur (-25°C) jusqu'à l'analyse.

2.2 Dosage de la chlorophylle a par fluorométrie

Après le calibrage du fluorimètre avec un standard de chlorophylle a pure, les mesures peuvent être effectuées pour chaque échantillon. Il est nécessaire de mesurer l'absorbance d'un blanc (5 ml d'acétone 90%) avant chaque échantillon.

La concentration en chlorophylle a (µg/l) est obtenue par la formule :

$$\frac{(\text{Féch} - \text{Fb}) \times 0,04275 \times \text{Ve} \times \text{dilution}}{\text{Vf}}$$

Où : Féch la fluorescence de l'échantillon

Fb la fluorescence du blanc

Ve le volume de l'extrait (acétone)

Vf le volume filtré

2.3 Dosage de la chlorophylle par spectrophotométrie d'absorption

Les échantillons sont centrifugés. Une première lecture de l'absorbance à 665 nm est réalisée. Une deuxième lecture est réalisée 1 minute après avoir acidifié les 5 ml d'échantillon avec 165 µl d'HCl 0,1 N.

Cette deuxième lecture permet de supprimer l'erreur due à la présence éventuelle de pigments chlorophylliens dégradés (Lorenzen, 1967). En effet, l'acidification transforme la chlorophylle a en phéopigments, ce qui n'est pas le cas pour les pigments déjà dégradés. La différence entre les deux valeurs d'absorbance nous permet de déterminer la teneur en chlorophylle a active.

La concentration en chl a est calculée grâce aux équations de Lorenzen (1967) adaptées par Marker *et al.* (1980) :

$$\text{Chl a } (\mu\text{g/L}) = (\text{Db} - \text{Da}) \times 28,92 \times (\text{v}/(\text{V}))$$

Où : Db l'absorbance avant l'acidification

Da l'absorbance après l'acidification

v le volume de solvant (ml)

V le volume d'eau filtré (L)

2.4 Dosage des pigments chlorophylliens et caroténoïdes par HPLC

2.4.1 Analyse en HPLC

Le système HPLC utilisé comprend un "Waters multisolvent delivery system", un injecteur automatique Waters et deux détecteurs: un détecteur à barrettes de diodes Waters 996 et un fluorimètre Waters 470 (réglé pour la détection optimale des chlorophylles et dérivés). La séparation des pigments est obtenue par un gradient ternaire de 30 min, dérivé de Wright *et al.* (1991), avec une composition de la phase mobile identique à celle utilisée par ces auteurs. La colonne est une Waters Nova-Pak C18 de 25 cm de long.

De façon standard, le volume injecté est de 50 µl. La calibration est effectuée sur base de droites de calibration comportant 3 à 4 points, par injection de volumes croissants de solution-standards. Celles-ci sont des pigments (chlorophylles et caroténoïdes) purifiés fournis par la firme DHI, Danemark.

L'intégration est réalisée à l'aide du logiciel Millennium 2, sur des chromatogrammes extraits à 436 nm. Les pigments présents dans les échantillons sont identifiés à la fois par leur temps de rétention et par la correspondance de leur spectre d'absorption à 436 nm avec ceux de pigments connus stockés dans une librairie de spectres. Les concentrations en différents pigments sont exprimées en µg L⁻¹, en tenant compte du volume d'eau filtrée initialement.

2.4.2 Quantification de la biomasse des différentes classes d'algues

Celle-ci est réalisée à l'aide du logiciel CHEMTAX, mis au point par Mackey *et al.* (1996), destiné à utiliser des pigments marqueurs des classes d'algues présentes dans le plancton pour quantifier leur biomasse.

Ce programme réalise une analyse factorielle qui minimise $[S - C_0 F_0]$

où S : matrice des concentrations en pigments marqueurs (données d'entrée provenant de l'analyse en HPLC)

F₀: matrice initiale des rapports marqueurs : chlorophylle a (données d'entrée d'après la littérature = valeurs de ces rapports provenant d'analyse de culture pures d'algues et de données de terrain)

Matériel et méthodes

C_0 : matrice d'abondance des classes d'algues en équivalents-chlorophylle a (ou en contribution des classes à la biomasse phytoplanctonique totale estimée par la chlorophylle a).

La méthode demande idéalement deux pigments en plus de la chlorophylle a pour chaque classe. Elle permet d'utiliser des marqueurs partagés par plusieurs classes d'algues (ex. la zéaxanthine chez les cyanobactéries et les Chlorophytes), en plus des marqueurs spécifiques (ex. la lutéine chez les Chlorophytes). Le programme est rédigé dans le langage MATLAB[®] et est installé sur PC.

La matrice initiale suivante a été utilisée dans le cas du Lac Tanganyika :

Tableau 8 : Matrice initiale utilisée par CHEMTAX pour le calcul des biomasses des classes d'algues du Lac Tanganyika.

	PERI	FUCO	NEO	VIOL	DDX	ALLO	LUT	ZEA	ECHIN	BECAR	Chb	Cha
chlorophytes	0.0000	0.0000	0.0407	0.0384	0.0000	0.0000	0.1155	0.0807	0.0000	0.0000	0.1789	1.0000
chrysophytes	0.0000	0.2140	0.0000	0.0702	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000
cryptophytes	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.3500	0.0000	0.0000	0.0000	0.0200	0.0000	1.0000
cyanobactéries_T1	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.9746	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000
cyanobactéries_T2	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.2000	0.2000	0.0000	0.0000	1.0000
diatomées	0.0000	0.8960	0.0000	0.0000	0.0414	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000
dinoflagellés	0.6290	0.0000	0.0000	0.0000	0.2500	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000

PERI = périidine
FUCO = fucoxanthine
NEO = néoxanthine
VIOL = violaxanthine
DDX = diadinoxanthine + diatoxanthine
ALLO = alloxanthine
LUT = lutéine
ZEA = zéaxanthine
ECHIN = échinénone
BECAR = α -carotène
Chb = Chlorophylle b
Cha = Chlorophylle a

Cette matrice montre les classes d'algues prises en compte (en fonction de la composition taxonomique des échantillons) et la répartition des pigments dans ces classes. Deux types de cyanobactéries sont prises en compte : un type 1 correspondant à la composition en caroténoïdes de *Synechococcus*, et un type 2, comportant l'échinénone, fréquemment présente chez des cyanobactéries filamenteuses.

III La composition élémentaire

Pour l'étude de la composition élémentaire, trois litres d'eau ont été filtrés sur des filtres grillés Macherey-Nagel GF/5 (les filtres sont passés au four pendant 1 heure à 550°C afin d'éliminer les impuretés organiques éventuelles). Les filtres, après avoir séché, ont été conservés congelés en vue de leur utilisation future.

3.1 Mesure du C et de l'N particulières

L'analyse de la composition en carbone et en azote, a été réalisée au moyen d'un analyseur CARLO ERBA NA 1500.

Avant l'analyse des échantillons, l'appareil est calibré à l'aide de quantités connues d'acétanilide (entre 400 et 4000 µg) placées dans des cupules en étain et de cupules en étain vides (blancs).

Pour chaque échantillon, une portion connue du filtre est prélevée et placée dans une cupule en étain.

Afin d'être analysés, les échantillons sont oxydés complètement à une température de 1020°C. Cette combustion libère du CO₂ et un mélange NO-NO₂. Les oxydes d'azote vont être réduits en N₂ dans une colonne de réduction. Les gaz obtenus vont être séparés par chromatographie en phase gazeuse. La détection des gaz est réalisée par un détecteur de conductivité thermique.

3.2 Mesure du P particulaire

Une portion de filtre connue est remise en suspension dans 2 ml d'eau distillée et la matière organique est hydrolysée au persulfate. Après le passage en autoclave (30 minutes à 120°C) pour obtenir l'hydrolyse complète, on ajoute du molybdate d'ammonium qui va réagir avec les orthophosphates. La réaction aboutit à un composé de couleur bleue qui permet le dosage du phosphore particulaire par colorimétrie.

Remarque : La détermination du P se fait à partir du même filtre que la détermination du C et de l'N

3.3 Calcul des rapports C :N :P

Après avoir ramené les concentrations en C, N et P en µM/L, les rapports C :P, N :P et C :N sont calculés.

IV Mesure de la production primaire

4.1 Méthode

L'estimation de la production primaire du phytoplancton a été réalisée avec la méthode au ^{14}C .

La production primaire est mesurée grâce à des bouteilles correspondant à des intensités lumineuses relatives différentes. Une bouteille "sombre" (0 % d'intensité lumineuse) est utilisée pour mesurer l'assimilation hétérotrophe du carbone inorganique. Chaque bouteille est remplie avec 255 ml d'eau brute auxquels on rajoute 250 μCi de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$. Le tout est incubé pendant 2 à 3 heures sur le lieu d'échantillonnage.

A la fin de l'incubation, les échantillons sont fixés avec 1 ml de formol neutralisé. De retour au laboratoire, trois témoins de 0,5 ml sont prélevés aléatoirement auxquels on rajoute 0,25 ml de phényléthylamine. Ces témoins servent à mesurer la radioactivité introduite dans chacune des bouteilles. Ensuite, le contenu de chaque bouteille est filtré sur des filtres Macherey-Nagel GF/5 afin de recueillir les algues de chaque échantillon. Chaque filtre est rincé à l' HCl 1 N afin d'éliminer le carbone inorganique non assimilé. Les différents filtres et témoins ont été stockés dans des fioles à scintillation, congelés en attendant de mesurer leur activité après être ramenés en Belgique.

L'activité des filtres est mesurée au compteur à scintillation Beckman LS 6000 SC après l'ajout de 5 ml de liquide scintillant "Lumasafe plus".

4.2 Calcul des résultats

□ On estime que l'assimilation par les algues du carbone inorganique marqué est la même que celle du carbone inorganique non-marqué, ce qui peut s'écrire de la façon :

$$\frac{{}^{14}\text{C assimilé}}{{}^{14}\text{C total}} = \frac{{}^{12}\text{C assimilé}}{{}^{12}\text{C total}}$$

On peut donc en déduire :

$${}^{12}\text{C assimilé} = \frac{{}^{14}\text{C assimilé}}{{}^{14}\text{C total}} \times {}^{12}\text{C total}$$

Matériel et méthodes

On peut donc, à partir des différentes activités mesurées, calculer la concentration en carbone assimilé par litre et par heure grâce à la formule :

$$C_{\text{assimilé}} = \frac{A - B}{(mg \text{ C.L}^{-1}.h^{-1}) \text{ Ai} \times V} \times {}^{12}\text{C} \times 1,06 \times \frac{1}{t}$$

- Où : A l'activité du filtre correspondant à l'échantillon (dpm)
 B l'activité du filtre correspondant à la bouteille sombre (dpm)
 Ai la moyenne de l'activité des témoins (dpm.ml⁻¹)
 V le volume de l'échantillon filtré (ml)
¹²C le carbone inorganique total assimilable (mg.L⁻¹)
 1,06 une correction pour la discrimination isotopique
 t le temps (h)

Remarque : Le C inorganique total est calculé à partir des mesures de pH, de température et d'alcalinité

□ Pour le calcul de la production primaire, les paramètres P_{max} et I_k ont été ajustés aux points expérimentaux à partir de l'équation de Vollenweider (1965) simplifiée au moyen du programme informatique Statistica.

$$P_{(z,t)} = 2 P_{\text{max}} \frac{I_{(z,t)} / 2 I_k}{1 + (I_{(z,t)} / 2 I_k)^2}$$

- où : $P_{(z,t)}$ le taux de photosynthèse à la profondeur z au temps t ($\mu\text{gC}.\mu\text{gChl a}^{-1}.h^{-1}$)
 $I_{(z,t)}$ la PAR à la profondeur z et au temps t ($\mu\text{E.m}^{-2}.s^{-1}$)
 P_{max} l'activité photosynthétique à saturation par la lumière ($\mu\text{gC}.\mu\text{gChl a}^{-1}.h^{-1}$)
 I_k l'intensité lumineuse au seuil de saturation ($\mu\text{E.m}^{-2}.s^{-1}$)

□ La production journalière brute (PBJ) sur la colonne d'eau sur la colonne d'eau a été estimée à partir des variations journalières d'éclairement comme décrit dans Descy *et al.* (1987).

$$PBJ = \int_r^s \int_0^d 2 P_{\text{max}} \frac{I(z,t) / 2 I_k}{1 + \{ I(z,t) / 2 I_k \}^2} dt dz$$

- Où : d la profondeur de la colonne d'eau
 r et s les heures de lever et de coucher du soleil

Les valeurs de l'éclairement étaient enregistrées à la station grâce à un pyrohéliomètre. Les valeurs fournies par le logger Li-1000 Data logger correspondent à la moyenne des intensités lumineuses enregistrées pendant ½ heure. Ces données, fournies en watts/m² sont transformées en $\mu\text{E}/\text{m}^2.s$ en multipliant les valeurs par 2,3.

V Estimation de l'excrétion algale

Le protocole d'étude de l'excrétion du carbone organique dissous par le phytoplancton est dérivé de Larsson and Hagström (1979).

5.1 Méthode

Pendant 6 heures, 500 ml d'eau brute (EB) et 500 ml d'eau filtrée (EF) sur un filtre Millipore de 2 μm provenant de la zone photique de la station pélagique sont incubés avec 500 μCi de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ dans des bouteilles transparentes à lumière saturante ($\pm 70\%$ de I_0).

Toutes les heures, 25 ml sont prélevés dans chaque bouteille :

- les 25 ml d'eau brutes sont filtrés sur un filtre Millipore de 2 μm . Le filtrat est récupéré et refiltré directement sur un filtre Millipore de 0,2 μm . Les filtres sont acidifiés avec de l'HCl 0,5 N et récupérés dans des fioles à scintillation avant d'être congelés. Le filtrat est ensuite récupéré et acidifié avec 400 μl d'HCl 1 N (pour arriver à un pH inférieur à 2) et "bullé" à l'air comprimé afin de retirer tout le carbone inorganique. Le filtrat est ensuite stocké au surgélateur. La radioactivité mesurée sur les différents filtres permettra :

- d'établir une cinétique d'incorporation de C inorganique marqué dans le phytoplancton de taille $> 2\ \mu\text{m}$, correspondant à la photosynthèse de ce plancton
- d'établir une cinétique d'incorporation de C marqué dans le plancton de taille $< 2\ \mu\text{m}$; cette incorporation peut résulter de l'assimilation de C inorganique par du picophytoplancton, lors de sa photosynthèse, ainsi que de la réassimilation par les bactéries hétérotrophes de C organique marqué excrété par le phytoplancton $> 2\ \mu\text{m}$

- simultanément, les 25 ml d'eau préfiltrée sont prélevés dans la bouteille EF et filtrés sur un filtre Millipore de 0,2 μm . Le filtrat est récupéré, acidifié et congelé. Le filtre est, après acidification, récupéré dans une fiole à scintillation. La radioactivité mesurée sur ces filtres permettra d'établir une cinétique d'incorporation de C marqué dans le picophytoplancton, en considérant que l'essentiel de cette fixation est due à la photosynthèse de ce picoplancton. Cette activité sera déduite de la fixation de C marqué dans l'incubation EB $< 0.2\ \mu\text{m}$, afin d'évaluer la réassimilation bactérienne de C organique excrété par le nano- et le micro-phytoplancton.

A la fin de l'incubation, les 325 ml d'eau brute restants sont fixés avec 2 ml de formol neutralisé. Ils vont servir au fractionnement de la production algale, c'est à-dire à l'évaluation de la contribution de différentes tailles de phytoplancton à la PP particulière.

Ils sont filtrés sur des filets à plancton de porosités différentes ; les algues marquées de ces différents filtrats seront ensuite récupérées sur GF5 en vue de la mesure au compteur à scintillation :

- 100 ml sont filtrés sur GF 5 ce qui donnera la production totale (Pt)
- 100 ml sont passés sur un filet à plancton de 63 μm , le filtrat récupéré est refiltré sur GF 5 ce qui nous donnera la production du phytoplancton inférieur à 63 μm (P63)

-100 ml sont passés sur un filet à plancton de 10 µm, le filtrat récupéré est refiltré sur GF 5 ce qui nous donnera la production du phytoplancton inférieur à 10 µm (P10)

La contribution des différentes fractions est calculée par différence :

$$P_{\text{phyto}>63} = P_t - P_{63}$$

$$63 > P_{\text{phyto}>10} = P_t - (P_{63} - P_{10})$$

5.2 Calculs

De retour à Namur, l'activité des filtres des différents temps a été mesurée au compteur à scintillation Beckman LS 6000 SC après l'ajout de 5 ml de liquide scintillant "Lumasafe plus". Pour les échantillons liquides, 8 ml de chaque échantillon ont été transvasés dans des fioles à scintillation en verre où 12 ml de "Lumasafe plus" ont été ajoutés avant la lecture au compteur.

Les activités (production, réassimilation) en C en µgC/L.h ont été calculées à partir des valeurs de fixation de carbone grâce à la formule :

$$C = \frac{A_f}{A_i \times V} \times {}^{12}\text{C} \times 1,06 \times 1000$$

Où A_f l'activité du filtre correspondant à l'échantillon (dpm)

A_i la moyenne de l'activité des témoins (dpm.ml⁻¹)

V le volume de l'échantillon filtré (ml)

${}^{12}\text{C}$ le carbone inorganique total assimilable (mg.L⁻¹)

1,06 une correction pour la discrimination isotopique

La construction de graphes reliant les concentrations en C obtenues sur les différentes séries de filtres en fonction du temps va permettre de déterminer différents paramètres :

5.2.1 La production particulaire (CP)

La production de carbone particulaire par les algues va être obtenue à partir de la série de filtre de 2 µm.

Un graphe est construit pour montrer l'évolution de la fixation de C au cours du temps. Cela va permettre de construire une droite de régression d'équation $y = a.x + b$ où "a" représente la production particulaire.

5.2.2 L'assimilation par le picoplancton (PU)

Le carbone assimilé par le picoplancton doit être calculé afin de ne pas le prendre en compte lorsqu'on calculera l'assimilation de carbone organique par les bactéries.

Cette fraction est calculée à partir de la série de filtre de 0,2 µm provenant de l'incubation de EF. De nouveau, un graphe des concentrations en C en fonction du temps va être construit. Il permettra de déterminer la concentration en carbone assimilée par le picoplancton à partir de la droite de régression.

En additionnant PU à la production particulaire, on obtient la production particulaire totale (Ptot).

5.2.3 La réassimilation du C organique par les bactéries (COB)

Au cours de son existence, le phytoplancton excrète du carbone organique (Corg). Celui-ci est, en partie, réassimilé par les bactéries.

La concentration en Corg réassimilée par les bactéries est obtenue à partir de la série de filtres de 0,2 µm provenant de l'incubation de EB. Le graphe de l'évolution des concentrations en fonction du temps va, grâce à la droite de régression, donner une valeur de carbone à laquelle il faut soustraire le C assimilé par le picoplancton. La dernière valeur obtenue correspond au Corg excrété par le phytoplancton réassimilé par les bactéries et qui n'a pas été respiré par les bactéries soit environ 30 % du Corg total assimilé par les bactéries. Afin d'obtenir la réassimilation totale de carbone organique par les bactéries hétérotrophes, il est nécessaire de diviser la valeur de réassimilation mesurée par 0,3.

5.2.4 Le C organique résiduel (COR)

La concentration en Corg résiduel est déterminée à partir du filtrat de EB récupéré après les filtrations et le "bullage".

La concentration en C se calcule en principe par la même formule que pour les filtres.

On verra cependant que la production de C résiduel obtenue n'évolue pas au cours du temps et qu'un niveau de radioactivité relativement élevé est déjà obtenu au temps 0. Ceci laisse à penser que la radioactivité mesurée ne correspond pas au carbone organique résiduel, mais à un bruit de fond dont la nature est indéterminée.

5.2.5 L'excrétion algale (ER)

La proportion d'excrétion algale par rapport à la production particulaire totale est en principe calculée comme suit :

$$\% \text{ ER} = \frac{\text{COB} + \text{COR}}{\text{CP} + \text{COB} + \text{COR} + \text{PU}} \times 100$$

5.3 Exemple

Témoin	2134722,3 dpm/mL
Vol filtré	25 mL
C assimilable	64,067 mg/L
Chla	0,536 µg/L
Pmax	2,373 µgC.µgChla ⁻¹ h ⁻¹

Tableau 9:Tableau de résultat obtenu après la conversion des activités des différents filtres en concentrations en C (µgC.L⁻¹) lors de l’incubation à Kigoma, le 9 avril 2002

		EB 2µm	EB 0,2µm	EF	µg C L-1	µg C L-1	µg C L-1
		dpm	dpm	dpm	P part phyto	Assim 0.2 µm	Assim EF
T0	12:50	59,59	105,27	88,42	0,0758	0,1340	0,1125
T1	13:35	316,43	278,79	234,95	0,4027	0,3548	0,2990
T2	14:20	450,68	374,32	341,87	0,5735	0,4763	0,4350
T3	15:05	606,37	490,2	425,28	0,7716	0,6238	0,5412
T4	15:50	1008,26	675,36	565,7	1,2830	0,8594	0,7198
T5	16:35	1092,46	761,55	612,03	1,3901	0,9691	0,7788

5.3.1 La production particulaire

Prod part :0,3795 µgC/L.h

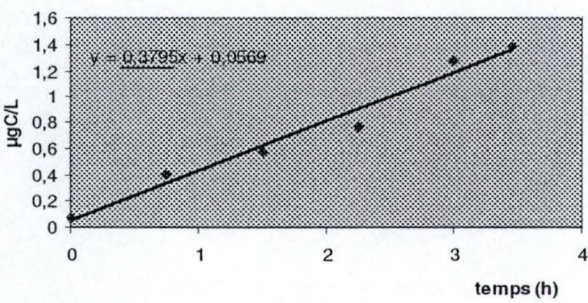


Figure 23 :Assimilation du C inorganique marqué par le phytoplancton > 2 µm lors de l’incubation réalisée à Kigoma, le 9 avril 2002

5.3.2 L’assimilation par le picoplancton

Pico uptake : 0,1903 µgC/L.h

$$PU / P_{tot} : \frac{0,1903}{0,3795 + 0,1903} \times 100 = 69,2 \%$$

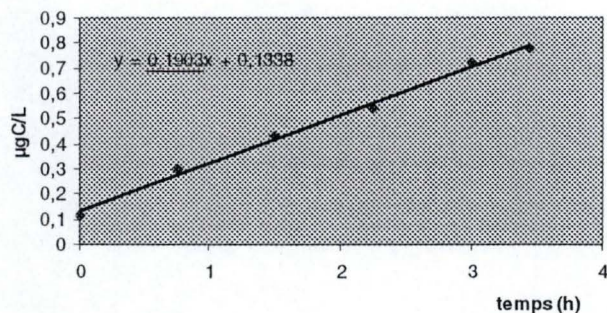


Figure 24 : Assimilation du C inorganique marqué par le phytoplancton < 2 μm lors de l'incubation réalisée à Kigoma, le 9 avril 2002

5.3.3 L'assimilation par les bactéries

$$\text{COB} : (0,2353 - 0,1903)/0,3 = 0,150 \mu\text{gC/L.h}$$

$$\text{COB/P}_{\text{tot}} : \frac{0,150}{0,3795 + 0,1903} \times 100 = 20,8 \%$$

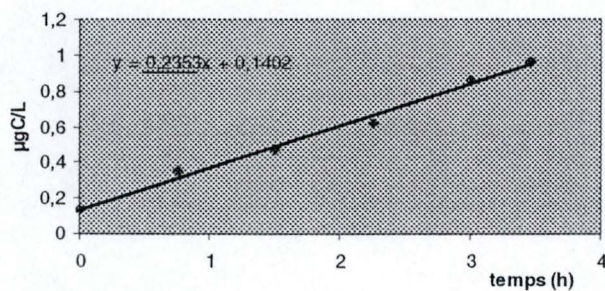


Figure 25 : Incorporation du C marqué par le plancton < 2 μm lors de l'incubation à Kigoma, le 9 avril 2002

5.3.4 L'excrétion algale

$$\text{ER} = \frac{0,150}{0,3795 + 0,150 + 0,1903} \times 100 = 28,3 \%$$

Résultats

I Analyses physico-chimiques

1.1 La température

La température des eaux de surface est restée relativement stable au cours des 12 semaines d'échantillonnage (Figure 26). Ces températures, comprises entre 26,8 et 27,6°C, sont légèrement plus élevées que celles rapportées dans la littérature (26,5-27°C) (Hecky and Kling, 1981 ; Coulter and Spigel, 1991 ; Crul, 1998).

La température des eaux de surface a varié de moins de 1°C en surface et de moins de 0,5°C à 100 mètres (Figure 27).

Figure 26 :Evolution de la T° moyenne sur les 30 premiers mètres au cours de l'étude

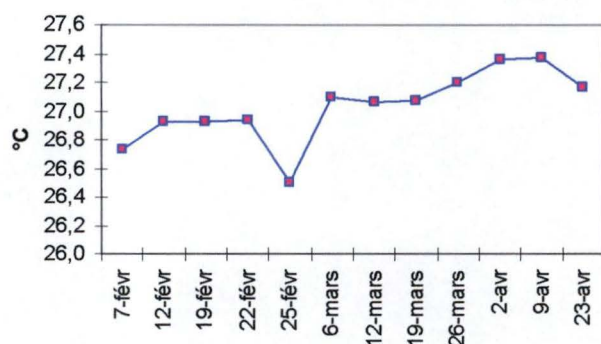
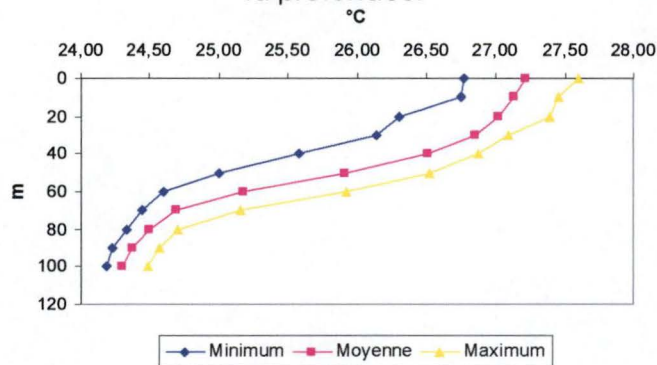
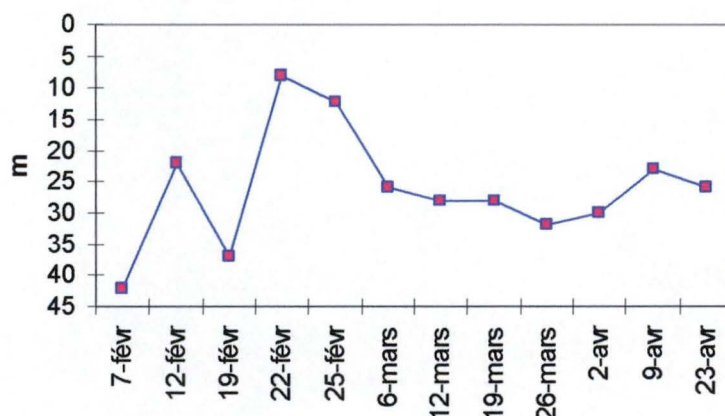


Figure 27 :Evolution de la T° en fonction de la profondeur



Comme il a été déjà mentionné, les variations de température conditionnent la stratification de la colonne d'eau. En fonction de la profondeur de la thermocline, la zone de mélange sera plus ou moins importante. Au cours de l'étude, la thermocline saisonnière était à une profondeur de 30 à 40 mètres. Il a également été mis en évidence des thermoclines journalières les 22 et 25 février. A ces dates, la zone de mélange est moins profonde pendant la journée (Figure 28).

Figure 28 :Variation de la profondeur de la thermocline journalière pendant la durée de l'étude



1.2 La lumière dans la colonne d'eau

Le coefficient d'extinction verticale, estimé grâce au disque de Secchi, a eu une valeur moyenne de $0,15 \text{ m}^{-1}$; ce qui correspond à une zone euphotique moyenne de 32 mètres. La valeur maximale a été observée le 2 avril où la zone euphotique a atteint la profondeur de 46 mètres (Figure 29a).

Figure 29a :Variation de la profondeur de la zone euphotique pendant la campagne d'échantillonnage

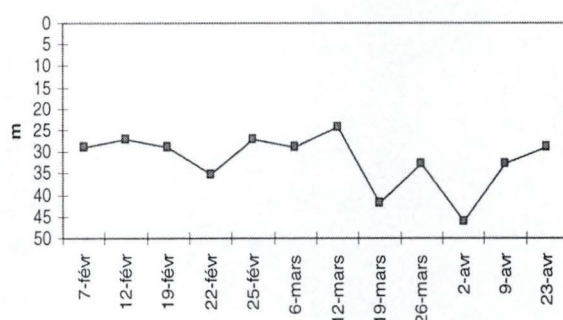
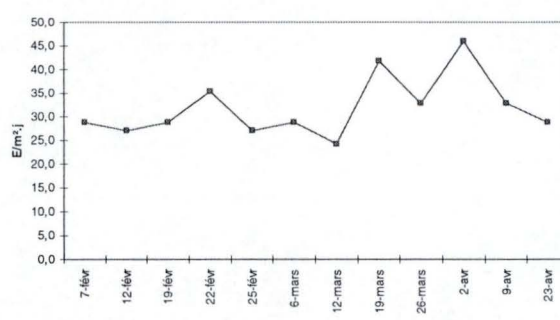
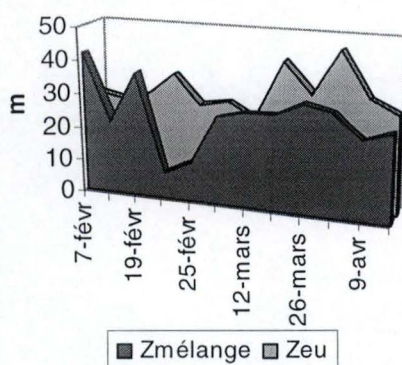


Figure 29b :Variation de l'intensité lumineuse moyenne dans la zone euphotique au cours de l'étude



Lors de l'étude des communautés algales, il est intéressant de savoir si la profondeur de la zone euphotique est plus importante que celle de la zone de mélange. Au cours de la campagne d'échantillonnage, la zone de mélange a été plus profonde que la zone euphotique à trois reprises(Figure 30) ce qui provoque une limitation de la croissance phytoplanctonique lorsque les algues sont entraînées en dessous de la limite de la zone euphotique.

Figure 30 :Comparaison entre les profondeurs de la zone euphotique et de la zone de mélange pendant les trois mois d'étude



1.3 L'oxygène dissous

Les concentrations en oxygène dissous mesurées à l'aide du CTD sont en moyenne de 6,21 mg/l en surface. Après avoir atteint le maximum de concentration aux alentours de 10 mètres, les concentrations en oxygène dissous diminuent régulièrement avec la profondeur. L'oxycline (profondeur à partir de laquelle il n'y a plus d'oxygène) a rarement été atteinte au cours des 12 échantillonnages.

Lorsque, parallèlement, les mesures ont été effectuées à l'aide de la sonde YSI 5739, les valeurs obtenues étaient sensiblement supérieures aux valeurs obtenues avec le CTD. Cette différence était en moyenne de 0,5 mg/l.

En comparant avec les données de la littérature (Edmond et *al.*, 1993 ; Coulter and Spigel, 1991) les valeurs mesurées avec la sonde YSI 5739 semblent être les plus réalistes.

1.4 pH et alcalinité

Les eaux du Lac Tanganyika se caractérisent par une alcalinité élevée (nos mesures évoluent entre 305 et 350 mg/l de CaCO_3) et un pH alcalin (de 8,8 à 9,5).

1.5 Les nutriments

L'étude du phytoplancton mène inévitablement à l'étude des concentrations en nutriments, éléments essentiels à son développement.

La campagne d'étude ayant été menée à la fin de la saison des pluies, les concentrations en nutriments sont relativement faibles dans les cents premiers mètres de la colonne d'eau analysés (Figure 31).

Les concentrations en azote sous forme de nitrites sont à la limite de détection sur toute la profondeur étudiée. Par contre, sous forme de nitrates, la concentration en azote augmente légèrement avec la profondeur. La concentration moyenne mesurée à 100 mètres était légèrement inférieure à 0,1 $\mu\text{g/L}$.

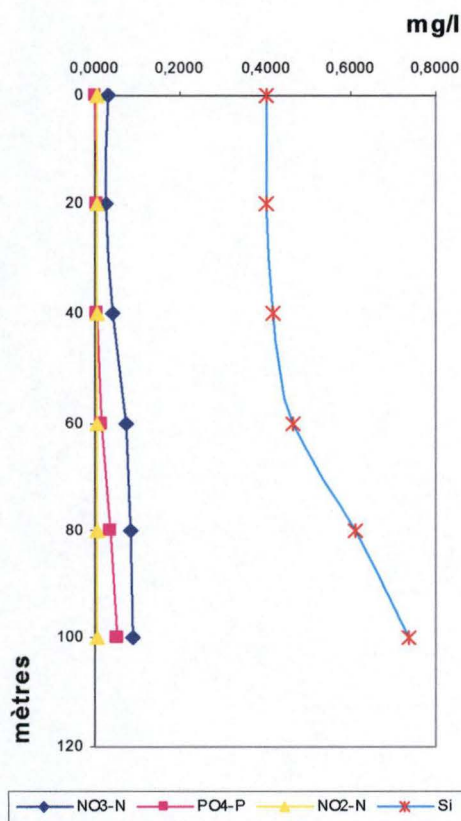
Résultats

Les concentrations en phosphore sous forme de phosphates étaient quasi nulles en surface et augmentaient régulièrement avec la profondeur à partir de 40 mètres. La concentration moyenne à 100 mètres atteignait 50 $\mu\text{g/L}$.

Les concentrations en silicium sous forme d'acide silicique sont plus importantes que les concentrations des autres nutriments (minimum 10 fois). En surface, les concentrations en surface étaient en moyenne de 0,4 mg/L pour atteindre une concentration moyenne à 100 mètres de 0,7 mg/L.

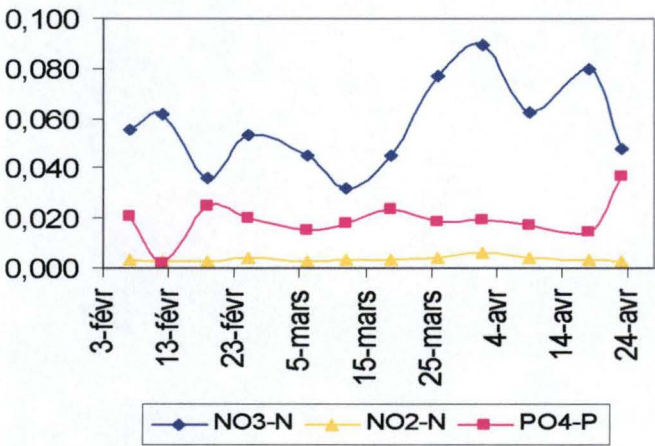
Les valeurs obtenues pour les différents nutriments sont semblables à celles obtenues lors de l'étude menée en 1993-1994 (Plisnier et *al.*, 1999).

Figure 31 : Evolution des concentrations en $\text{NO}_2\text{-N}$, $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{PO}_4\text{-P}$ et $\text{SiO}_2\text{-Si}$ en fonction de la profondeur



Au cours du temps, des variations des concentrations moyennes des nutriments dans la colonne d'eau ont été observées (Figure 32). Malheureusement, le temps d'étude est trop court que pour pouvoir expliquer clairement les facteurs responsables de ces variations.

Figure 32 :Evolution des concentrations en nutriments dans l'échantillon moyen (0-30 m) à Kigoma, du 7 février au 23 avril 2002



II La biomasse phytoplanctonique

2.1 Choix préférentiel de la méthode de mesure

Au cours des échantillonnages, trois techniques de mesure de la Chlorophylle *a* ont été utilisées. La première, réalisée sur place, a été effectuée au moyen d'un fluorimètre. Malheureusement, cette méthode a dû être abandonnée assez rapidement pour cause de problèmes techniques. Elle a été remplacée par la mesure au spectrophotomètre. Cette deuxième mesure, moins précise, permet d'avoir une première estimation des concentrations en Chlorophylle *a*.

Enfin, la troisième et dernière méthode, mesure par HPLC (High Pressure Liquid Chromatography) est beaucoup plus précise que la méthode précédente. De plus, un autre avantage de cette méthode est la quantification d'autres pigments ce qui permet de déterminer les différentes classes d'algues présentes dans la colonne d'eau.

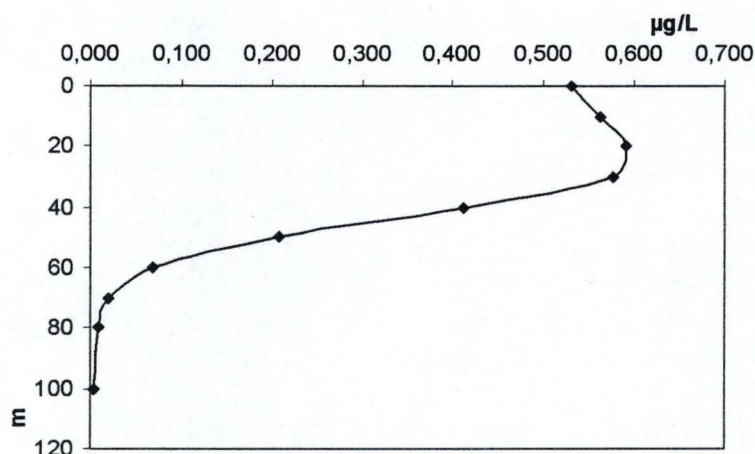
Bien que les concentrations obtenues avec les différentes méthodes sont toujours du même ordre de grandeur, à savoir moins de 1 µg/L, les valeurs de Chlorophylle *a* utilisées pour les différents calculs de production primaire sont celles qui nous ont été fournies par les mesures par HPLC.

2.2 Valeur de biomasse

Les concentrations en Chlorophylle *a* ne sont pas homogènes sur toute la colonne d'eau (Figure 33). Le maximum est atteint, en moyenne, aux alentours de 20 mètres. En dessous de 20 mètres, la concentration diminue de façon assez régulière avec la profondeur.

La plus grande partie de la biomasse se trouve dans les 40 premiers mètres. En dessous, les faibles concentrations trouvées doivent probablement provenir d'algues mortes dont la chlorophylle *a* n'a pas encore été totalement dégradée qui sédimentent dans la colonne d'eau.

Figure 33 : Profil Chla-profondeur à partir des valeurs moyennes des 12 échantillonnages

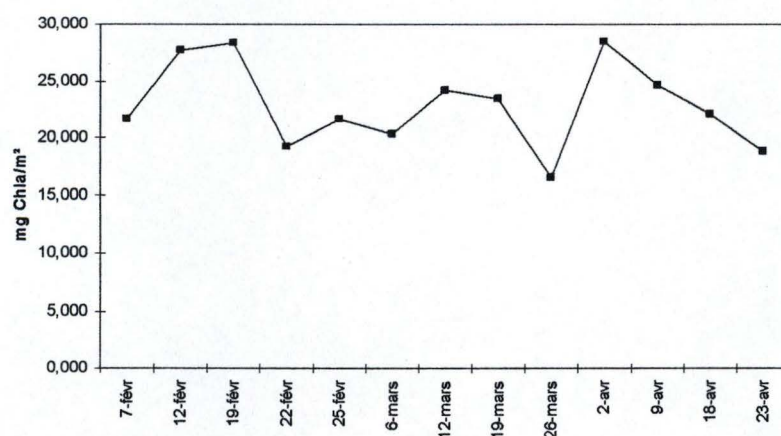


Les concentrations en Chlorophylle *a* mesurées correspondent aux valeurs trouvées par Hecky et Fee (1981) où leurs concentrations pour les mois d'avril et mai étaient comprises entre 0,1 et 1,7 mg/m³ dans le bassin Nord.

Les faibles valeurs de Chlorophylle *a* (< 1 µg/L) sont le résultat de la stratification stable de la colonne d'eau, caractéristique de la saison des pluies. En effet, la stratification empêche la remontée de nutriments, empêchant de ce fait un développement important des algues.

Au cours des échantillonnages, la concentration en Chlorophylle *a*, mesurée sur la zone de mélange était en moyenne de 23 mg Chla/m². Les concentrations ont été relativement constantes au cours des échantillonnages (coefficient de variation : 16 %) (Figure 34).

Figure 34 : Variations des concentration en Chlorophylle *a* (mgChla/m²) au cours du temps dans la zone de mélange à Kigoma



2.3 La composition phytoplanctonique

La détermination et la quantification de différents pigments ont permis de définir les différentes classes d'algues présentes dans la colonne d'eau.

Tout au long de la durée de l'étude, la dominance a été assurée conjointement par les cyanobactéries et les chlorophytes (Figure 35), les espèces caractéristiques de la saison des pluies (Hecky et al., 1978, Talling, 1987). En effet, ces classes d'algues représentent, ensemble, 80 % de la biomasse phytoplanctonique (Figure 36).

Figure 35 :Concentrations des différentes classes d'algues dans la zone de mélange, exprimées en équivalent de Chlorophylle a

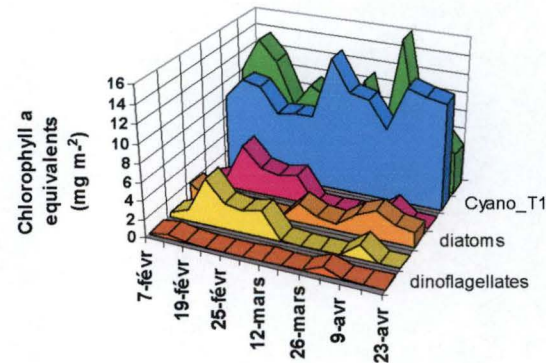
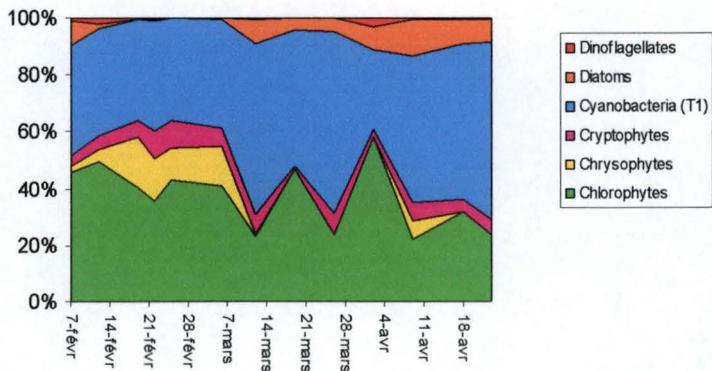


Figure 36 :Pourcentage des différentes classes d'algues dans la zone de mélange



Les autres classes d'algues présentes, les chrysophytes, cryptophytes, diatomées et dinoflagellés ont montré quelques variations au cours de la période d'échantillonnage mais tout en restant dans des concentrations très faibles ce qui n'a guère d'influence sur la composition globale du phytoplancton.

III Analyse élémentaire du phytoplancton

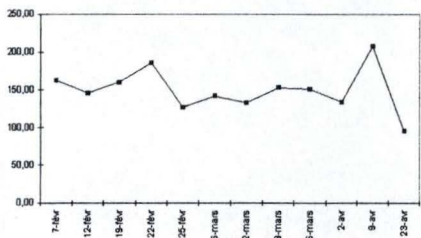
Les rapports C:N:P ont été calculés uniquement pour la zone de mélange. Avec un résultat de 149,9 :20,2 :1, la moyenne des résultats obtenus au cours des 12 échantillonnages ne montre pas de limitation par l'azote alors qu'il semble que le phosphore provoque une légère limitation de la croissance du phytoplancton. Cependant, lorsqu'on observe les valeurs maximales et minimales (Tableau 10), on remarque que l'azote peut également devenir limitant. Il apparaît donc que la limitation peut être provoquée par les deux nutriments à tour de rôle. Les rapports C :P, C :N et N :P sont restés relativement constants au cours du temps. L'évolution des différents rapports est représenté aux figures 37a, 37b et 37c.

Tableau 10 :Valeurs moyennes, maximales et minimales des rapports C :P, N :P et C :N

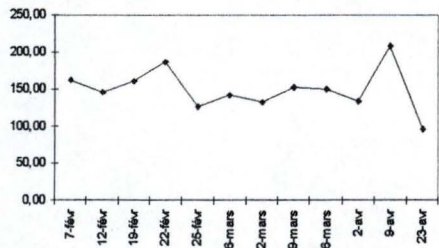
	C:P	N:P	C:N
Moyenne	149,93	20,21	7,43
Minimum	96,20	15,39	6,42
Maximum	208,50	29,90	8,25

Ce rapport moyen obtenu pour nos échantillonnage indique la même tendance que ce que Sarvala *et al.* (1999) ont montré lors de la réalisation de leurs bioessais.

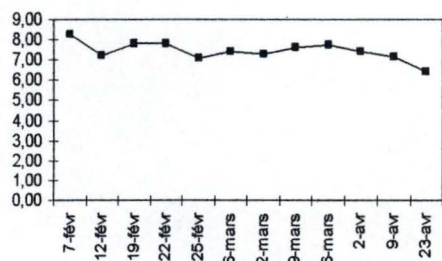
37a Evolution du rapport C :P durant l'étude



37b Evolution du rapport N :P durant l'étude



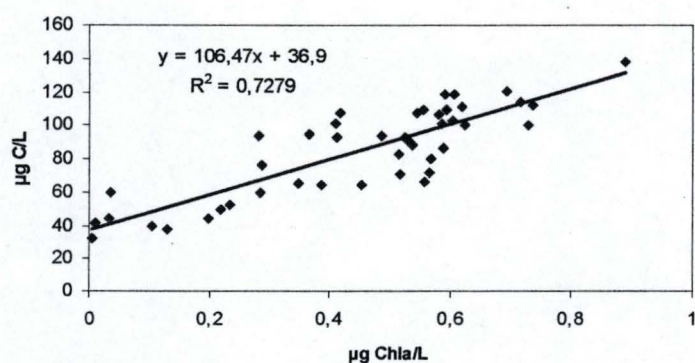
37c Evolution du rapport C :N durant l'étude



Résultats

La concentration en C particulaire déterminée permet également de calculer le rapport de cette dernière avec la concentration en chlorophylle *a*. Ce rapport est calculé à partir des valeurs en chlorophylle *a* et en C particulaire mesurées pour les 40 premiers mètres de la colonne d'eau. On obtient un rapport C :Chl *a* de 106,5 (Figure 38). Ce résultat concorde avec ceux obtenus par Järvinen *et al.* en 1996 où les valeurs de leurs rapports, calculés durant la saison des pluies, variaient entre 90 et 427.

Figure 38 : Evolution de la concentration en Chl *a* ($\mu\text{g/L}$) en fonction de la concentration en C ($\mu\text{g/L}$)



IV La production primaire

4.1 Paramètres de la relation photosynthèse lumière

La valeur de capacité photosynthétique du phytoplancton (P_{max}) moyenne obtenue à partir des 12 incubations est de $2,23 \mu\text{gC} \cdot \mu\text{gChl } a^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, s'échelonnant dans une gamme allant de $1,25$ à $3,69 \mu\text{gC} \cdot \mu\text{gChl } a^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (Figure 39). Cette valeur est proche de celle trouvée par Sarvala *et al.* (1999) où la valeur de P_{max} était de $2,1 \mu\text{gC} \cdot \mu\text{gChl } a^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, pour la saison des pluies.

Bien que P_{max} dépende de la température, il n'est pas possible de mettre en évidence une relation entre ces deux paramètres (Figure 40). Les variations de température étant très faibles au cours du temps, il n'est pas possible de montrer une l'influence de cette dernière sur les valeurs de P_{max} .

Figure 39 :Evolution de P_{max} au cours du temps

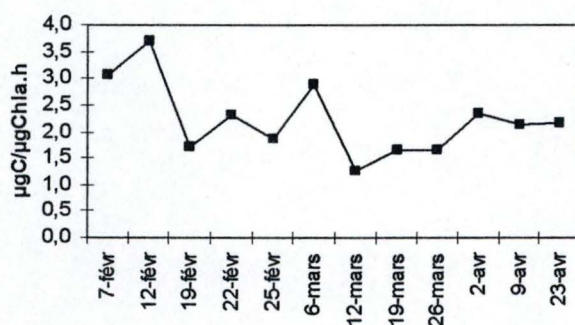
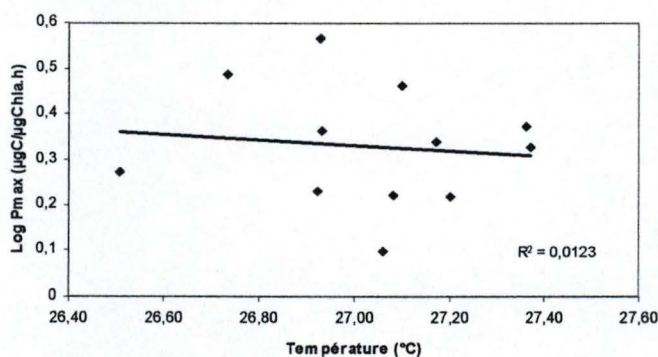


Figure 40 :Relation température ($^{\circ}\text{C}$)- $\log_{10}P_{max}$ ($\mu\text{gC} \cdot \mu\text{gChl } a^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) dans notre étude



Les valeurs de I_k , quant à elles, sont comprises entre 179 et 492 $\mu\text{E}/\text{m}^2.\text{s}$. Ces valeurs sont relativement élevées par rapport à celles renseignées dans la littérature (ex. : phytoplancton du Lac George 135-323 $\mu\text{E}(\text{PAR})/\text{m}^2.\text{s}$, Kirk ;1983). D'autre part, Hecky (1981) mentionne des données fournies par Talling et par Ganf où une photoinhibition apparaît pour des valeurs comprises entre 100 et 500 $\mu\text{E}/\text{m}^2.\text{s}$.

Afin d'avoir une indication quant à l'exactitude des résultats, le rapport α (P_{max}/I_k) peut être calculé. Normalement, les valeurs de α doivent être comprises entre 0,5 et 1 $\text{mmol C (mg Chl } a)^{-1} (\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1})$. La valeur moyenne obtenue à partir des rapports pour les différentes incubations étant de 0,517 $\text{mmol C (mg Chl } a)^{-1} (\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1})$ se trouve effectivement dans cette gamme de valeurs, elle correspond à une efficacité photosynthétique relativement faible, ce qui est cependant logique, vu les forts éclaircissements et la transparence de l'eau élevée.

4.2 La production phytoplanctonique

4.2.1 Estimation de la production primaire journalière

A partir des valeurs de I_k et de P_{max} déterminées pour chaque incubation, la production primaire journalière a été évaluée pour chaque échantillonnage.

Ces valeurs ont été déterminées de différentes façons :

- à partir de l'équation de Vollenweider (1965) décrite au point 4.2 (cfr matériel et méthodes)
- à partir de l'équation de Talling (1957):

$$PP_j = \frac{P_{\text{max}} \cdot \text{Chl } a}{k} \times \ln(2 \cdot (I_0/I_k)) \cdot \Delta t \cdot 0,9$$

Où : I_0 l'intensité lumineuse moyenne sur la journée ($\mu\text{E}/\text{m}^2.\text{s}$)
 Δt la durée d'éclairement au cours d'une journée (dans notre cas, Δt a été considéré comme étant de 12 heures chaque jour) (h)
 P_{max} l'activité photosynthétique au seuil de saturation ($\mu\text{E}/\text{m}^2.\text{s}$)
 I_k l'intensité lumineuse au seuil de saturation ($\mu\text{E}/\text{m}^2.\text{s}$)
 $\text{Chl } a$ ($\mu\text{g}/\text{l}$)
 k le coefficient d'extinction verticale de la lumière dans la colonne d'eau (m^{-1})

Rem : L'équation de Vollenweider simplifiée tient compte de la durée d'éclairement et de la profondeur de la zone photique. C'est donc une intégration plus complète que celle de Talling.

En moyenne, la production primaire brute journalière mesurée était d'environ 150 mgC.m^{-2} par les deux formules. Cette valeur paraît faible comparée à celles mentionnées dans la littérature : $0,6 \text{ gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ pour Hecky et Fee en 1981 et de $0,8$ à $0,86 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ pour Sarvala *et al.* en 1999. Cependant, les valeurs calculées par Hecky et Fee en 1981 correspondent à des mesures estimées à partir de résultats obtenus pendant la saison sèche, les mesures de production primaire ayant été réalisées au cours de la saison des pluies étant trop faibles, aucun résultat significatif ne fut enregistré avec la méthode de mesure qu'ils avaient utilisée.

4.2.2 Estimation de la PPj pour la durée de l'étude

Les mesures de la production primaire journalière obtenues par les deux formules montrent une bonne corrélation entre elles (R^2 de 65 %).

Figure 41 : Relation entre la PPj estimée d'après Talling et d'après Vollenweider

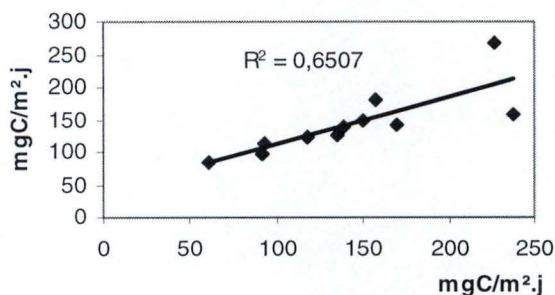
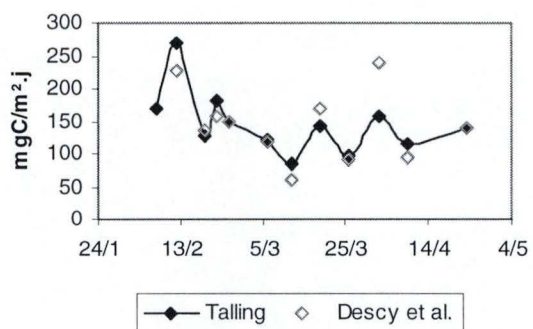


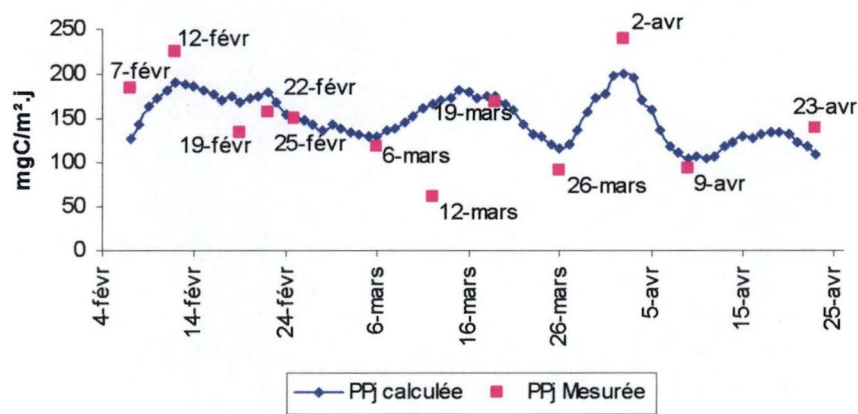
Figure 42 : Evolution de la PPj, estimée d'après Talling et Vollenweider, au cours du temps à Kigoma, février-avril 2002



Cette constatation a permis l'utilisation de la formule de Talling pour estimer la production primaire journalière pour les trois mois de l'étude. Pour ce calcul, P_{max} et $\ln(2.(I_0 \text{ jour}/I_k))$ ont été considérés comme étant constants (la moyenne des différentes valeurs obtenues grâce aux 12 échantillonnages). Par contre, k et la concentration en Chlorophylle a ont été estimés pour chaque jour par interpolation à partir des données mesurées chaque semaines au moment des échantillonnages.

Les valeurs calculées varient de 103 à $200 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ avec une moyenne de $150 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ tout comme les valeurs calculées chaque semaine. Cela représente une production primaire aux alentours de $11,4 \text{ gC/m}^2$ pour les deux mois et demi considérés dans la région de Kigoma.

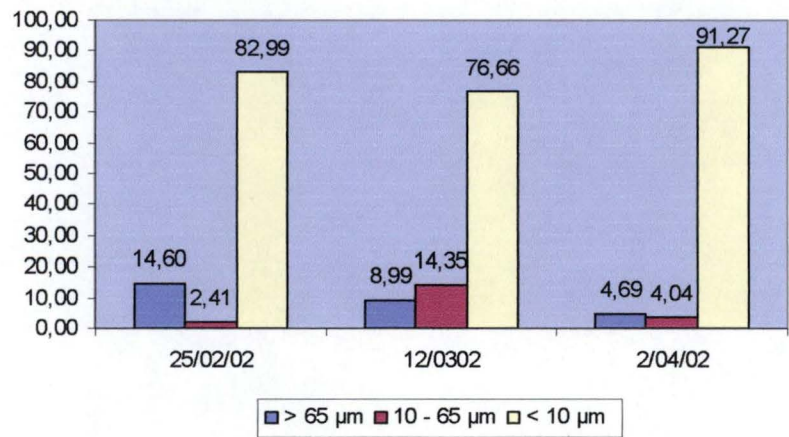
Figure 43 :Evolution de la PPj du 7 février au 23 avril 2002 à Kigoma estimée d'après la formule de Talling avec les valeurs mesurées en parallèle



4.3 Fractionnement de la production primaire

Au cours de la période d'étude, la production primaire phytoplanctonique était principalement assurée par des algues de petite taille (inférieures à 10 μm). Cette dominance nette peut-être expliquée par le fait que les algues de petite taille ont un rapport surface/volume plus important que les algues de grande taille ce qui leur permet, proportionnellement, d'absorber une plus grande quantité de nutriments. Dans des conditions de stratification stable, la capacité d'assimilation de nutriments élevée est un paramètre favorable très important à cause des faibles concentrations en nutriments épilimnétiques disponibles pour le phytoplancton

Figure 44 :Fractionnement de la production primaire phytoplanctonique



4.4 Estimation de la production primaire nette

La respiration algale sur la zone de mélange a été estimée par calcul* dans le but de déterminer la production primaire nette du phytoplancton.

*l'estimation a été effectuée grâce à la formule :

$$R = 0,08 \cdot P_{\max} \cdot [chl a] \cdot 24 \cdot Z_m$$

Où R la respiration phytoplanctonique (mg/m².j)
 P_{max} l'activité photosynthétique au seuil de saturation (μE/m².s)
 Z_m la profondeur de la zone de mélange (m)
 24 la durée du jour (h)

La respiration, en moyenne de 66 mgC/m².j représente environ 45 % de la production primaire brute. Les valeurs de respiration sont les plus importantes (jusque 80 % de la P_p brute) lorsque la zone de mélange est plus profonde que la zone euphotique.

Les valeurs de production nette vont s'étaler de 27 à 160 mg C/m².j.

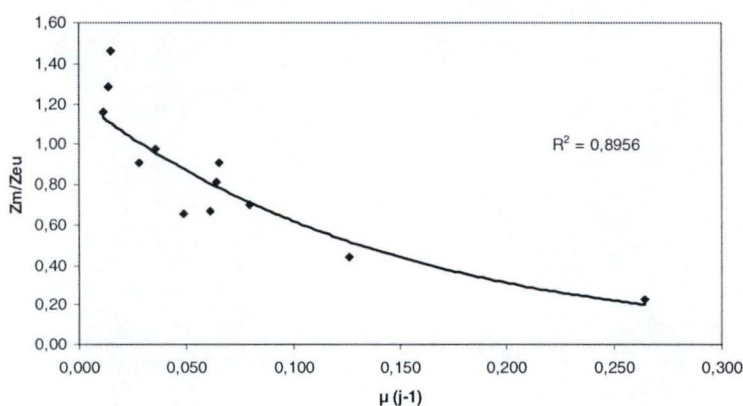
D'après ces valeurs et les rapports C :N :P, les demandes en P et en N ont été estimées en moyenne respectivement à 1,42 et 12,69 mg/m².j.

4.5 Production primaire et taux de croissance

Le taux de croissance phytoplanctonique est dépendant du rapport entre la zone de mélange et la zone euphotique. En effet, lorsque ce rapport est supérieur à 1, les algues subissent une limitation par la lumière importante ce qui empêche la réalisation de la photosynthèse alors que la respiration reste constante. La production de carbone organique n'étant plus suffisante par rapport à sa consommation, la croissance du phytoplancton devient très faible, voire nulle. Le taux de croissance moyen est de 0,07 j⁻¹ pour des valeurs comprises entre 0,01 et 0,26 j⁻¹. Deux valeurs plus importantes du taux de croissance ont été mesurées les jours où des thermoclines journalières ont été observées proches de la surface, réduisant la limitation de la croissance algale par la lumière.

On peut observer que la relation entre le taux de croissance et le rapport Z_m/Z_{eu} s'ajuste bien à une exponentielle décroissante (Figure 44)

Figure 45 :Relation entre le rapport zone de mélange/zone euphotique et le taux de croissance du phytoplancton (j⁻¹)



4.6 Réflexions relatives à la littérature

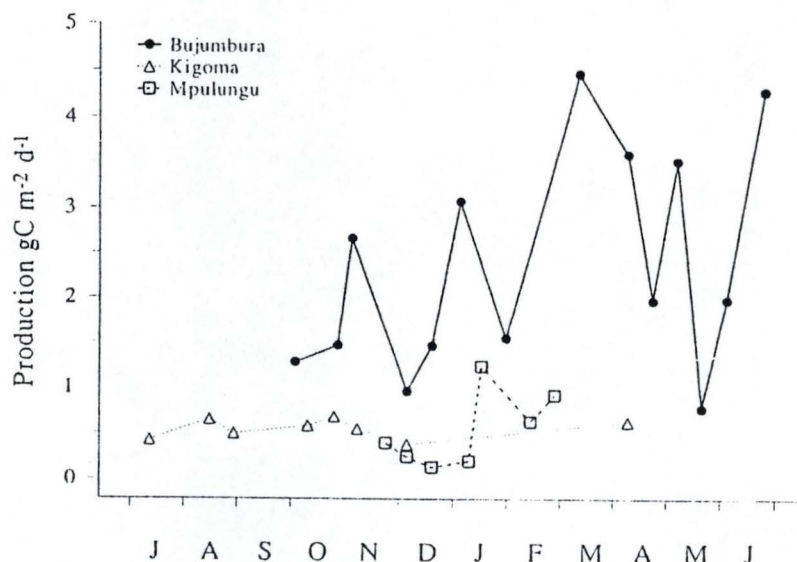
Au cours de leur article paru en 1999, Sarvala *et al.* ont estimé la valeur moyenne annuelle de la production primaire du Lac Tanganyika à $1,2 \text{ gC/m}^2\cdot\text{j}$. On peut s'étonner d'une valeur aussi élevée lorsqu'elle est comparée à celle mentionnée par Hecky *et al.* en 1981 ($0,8 \text{ gC/m}^2\cdot\text{j}$).

La valeur donnée par Sarvala *et al.* provient d'une moyenne réalisée sur un nombre plutôt restreint d'observations (un total de 29 mesures réalisées au cours d'une année à trois stations différentes) inégalement réparties au cours de l'année, principalement pour les stations de Mpulungu et de Kigoma (Figure 46).

On peut également observer une production primaire journalière particulièrement élevée à Bujumbura. Le point d'échantillonnage étant situé à l'extrémité Nord du lac, dans la baie de Bujumbura, proche de l'endroit où se jette la rivière Ruzizi, il est possible que la production primaire phytoplanctonique soit influencée par les nutriments apportés par la rivière mais également par la pollution provenant de l'activité humaine de la ville de Bujumbura.

Il semble donc assez dangereux de prendre en compte ces valeurs qui ne sont représentatives que d'une petite portion du lac. Afin d'avoir une meilleure approche de la production primaire moyenne réelle du lac au cours d'une année, il aurait été intéressant de ramener ces valeurs trouvées à chaque station à la portion du lac pour lesquelles elles sont représentatives.

Figure 46 : Mesures de productions primaires *in situ* aux trois stations d'échantillonnage permanentes pendant les années 1995-1996



Remarque : à Mpulungu, $n = 7$; à Kigoma, $n = 8$ et à Bujumbura, $n = 14$

V Excrétion algale et ré-assimilation bactérienne

5.1 Rappel

La mesure de l'excrétion algale se fait par incubation au ^{14}C suivie de filtrations différentielles. Chaque échantillon prélevé pendant l'incubation est passé sur un filtre de $2\text{ }\mu\text{m}$ afin de retenir uniquement le phytoplancton. Il est repassé directement sur un filtre de $0,2\text{ }\mu\text{m}$ pour retenir les bactéries et le picoplancton. Afin de connaître la production primaire particulaire assurée par le picoplancton, une même quantité d'eau a été filtrée sur $2\text{ }\mu\text{m}$ avant de rajouter le ^{14}C (EF). La production particulaire totale est obtenue additionnant la production particulaire algale (à partir du filtre de $2\text{ }\mu\text{m}$) avec la production particulaire du picoplancton (à partir du filtre de $0,2\text{ }\mu\text{m}$ de EF) et le carbone organique excrété. Ce dernier représente la somme du carbone organique dissous ré-assimilé par les bactéries, l'énergie utilisée par les bactéries pour leur respiration et le carbone organique résiduel, c'est-à-dire qui n'est pas assimilé par les bactéries.

Il peut être opportun de faire remarquer que la méthode qui a été utilisée pour les mesures d'excrétion algale ne permet pas de tenir compte des bactéries fixées au phytoplancton. La quantité de carbone ré-assimilée par ces bactéries n'est donc pas prise en compte pour l'estimation du carbone organique ré-assimilé par les bactéries.

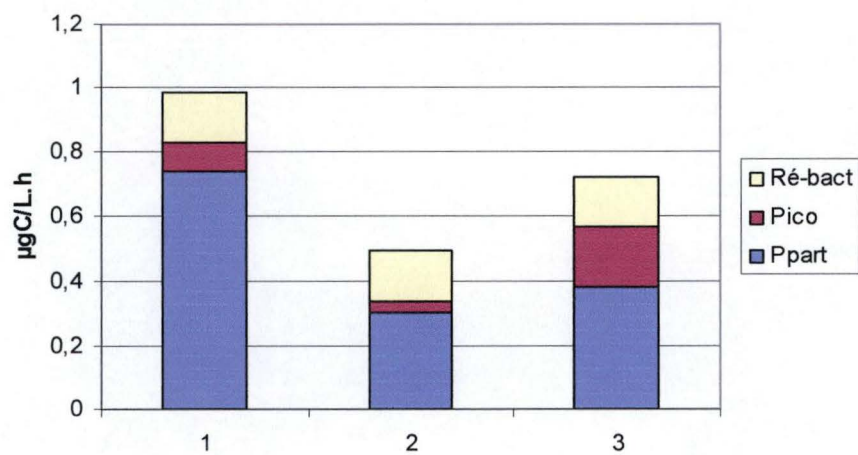
5.2 Production primaire totale

Pour le calcul de la production primaire totale, il n'a pas été tenu compte du Corg résiduel. La radioactivité mesurée dans les filtrats récupérés en début d'incubation ne variait pas au cours du temps et était déjà relativement importante (Figure 50), cela suggère que la radioactivité pourrait être due à du C inorganique résiduel ou à une contamination. Malheureusement, la technique utilisée ne permet pas de pouvoir en déterminer l'origine.

Les valeurs de production primaires totale obtenue ont été de $0,986$; $0,493$ et de $0,720\text{ }\mu\text{gC/L.h}$. Il est à noter qu'une contribution plus ou moins importante suivant les incubations de la production particulaire, respectivement 22 ; 15 et 70% , a été assurée par le picoplancton. Malheureusement, il est impossible de comparer ces valeurs avec d'éventuelles autres mesures car aucune donnée n'est actuellement disponible pour le Lac Tanganyika.

Les figures 47 à 50 présentent les résultats de ces expériences.

Figure 47 :Concentrations en carbone ($\mu\text{g/L.h}$) ré-assimilées par les bactéries, assimilées par le picoplancton et assimilées par le phytoplancton $> 2 \mu\text{m}$ (Ppart) relatives à chaque expérience effectuée



	12/03/02	26/03/02	9/04/02
Ré-bact	0,7379	0,2991	0,3795
Pico	0,092	0,0342	0,1903
Ppart	0,156	0,159	0,15

Figure 47 :Assimilation du C inorganique par le phytoplancton > 2µm

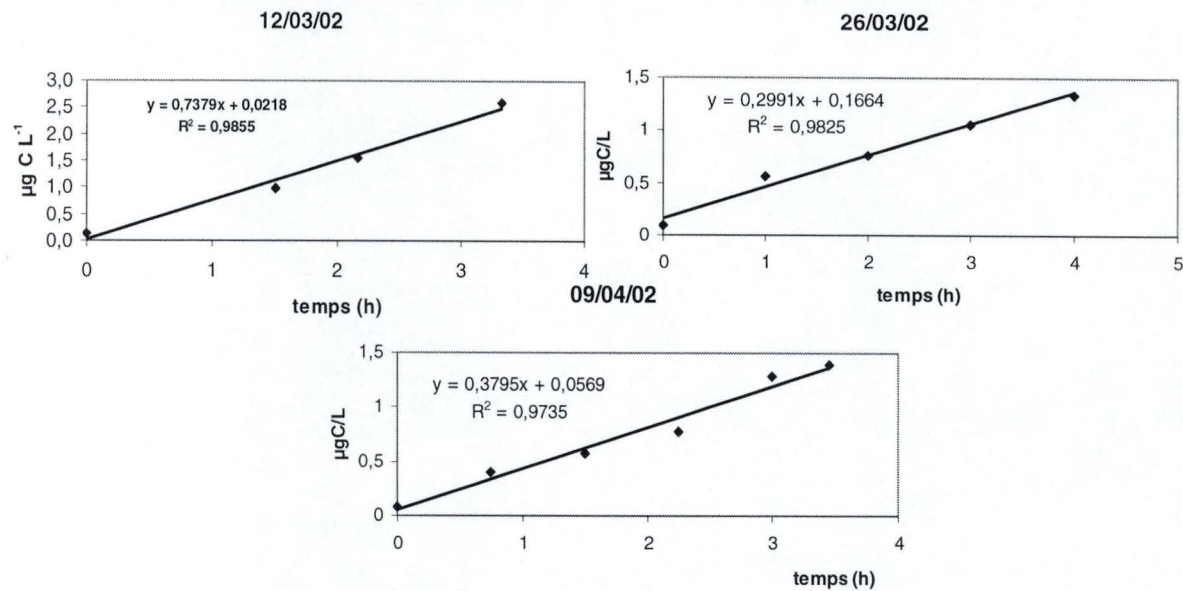


Figure 48 :Evolution des concentration en C organique sur les filtres de 0,2 µm (provenants de EB) en fonction du temps

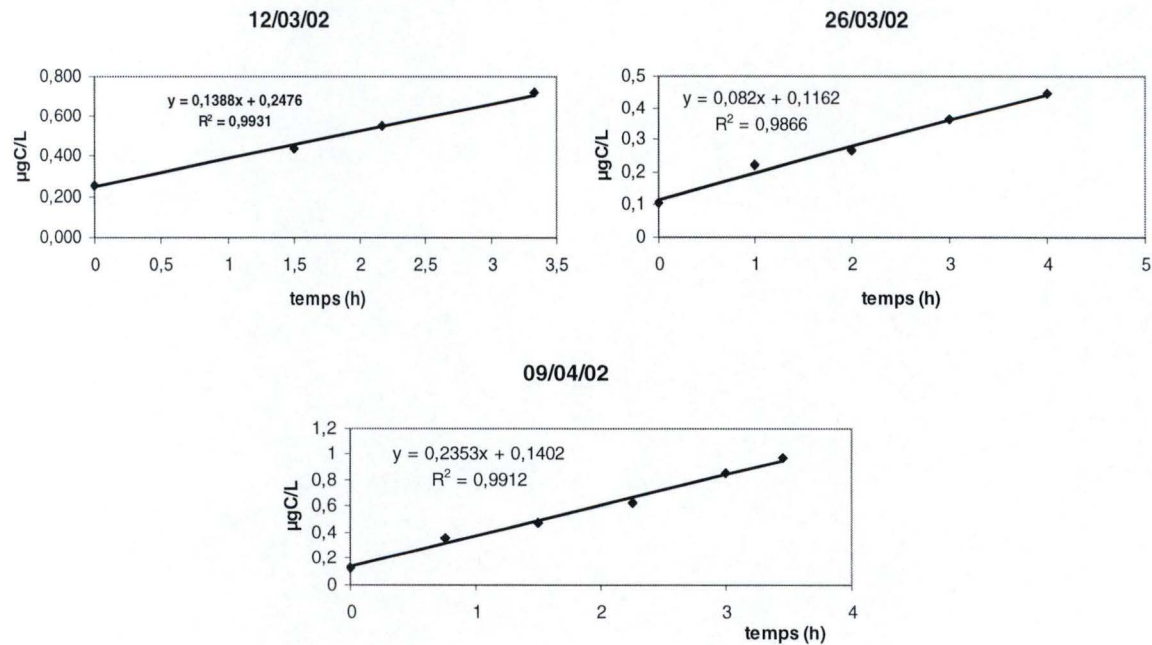


Figure 49 :Assimilation du C inorganique par le picoplancton

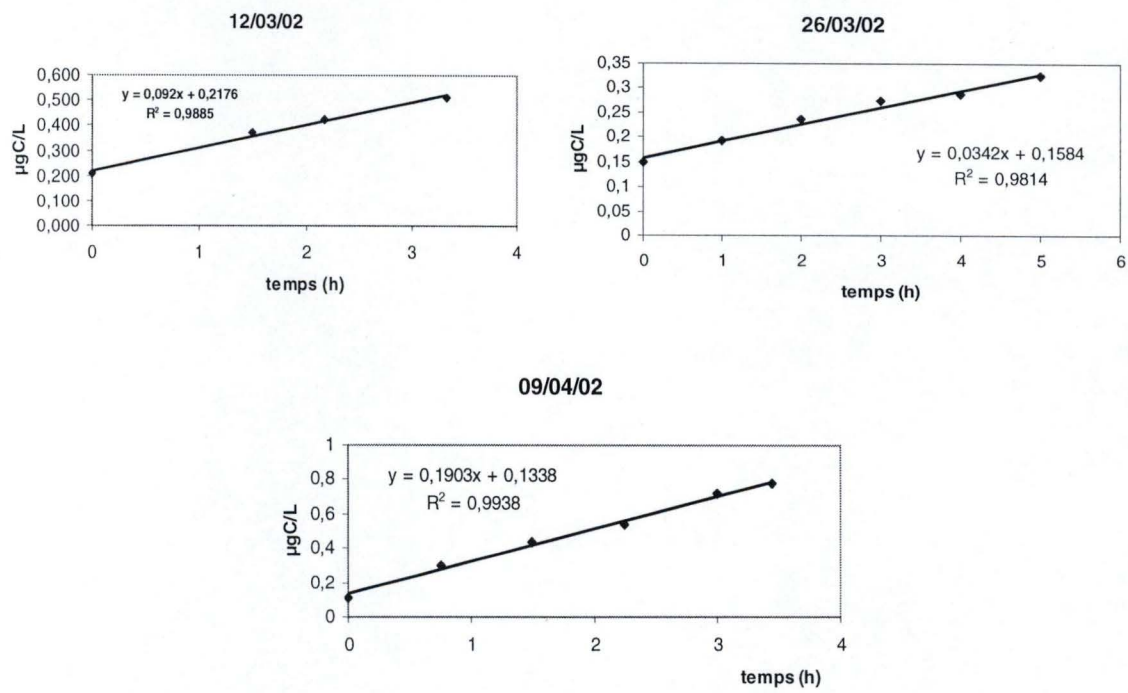
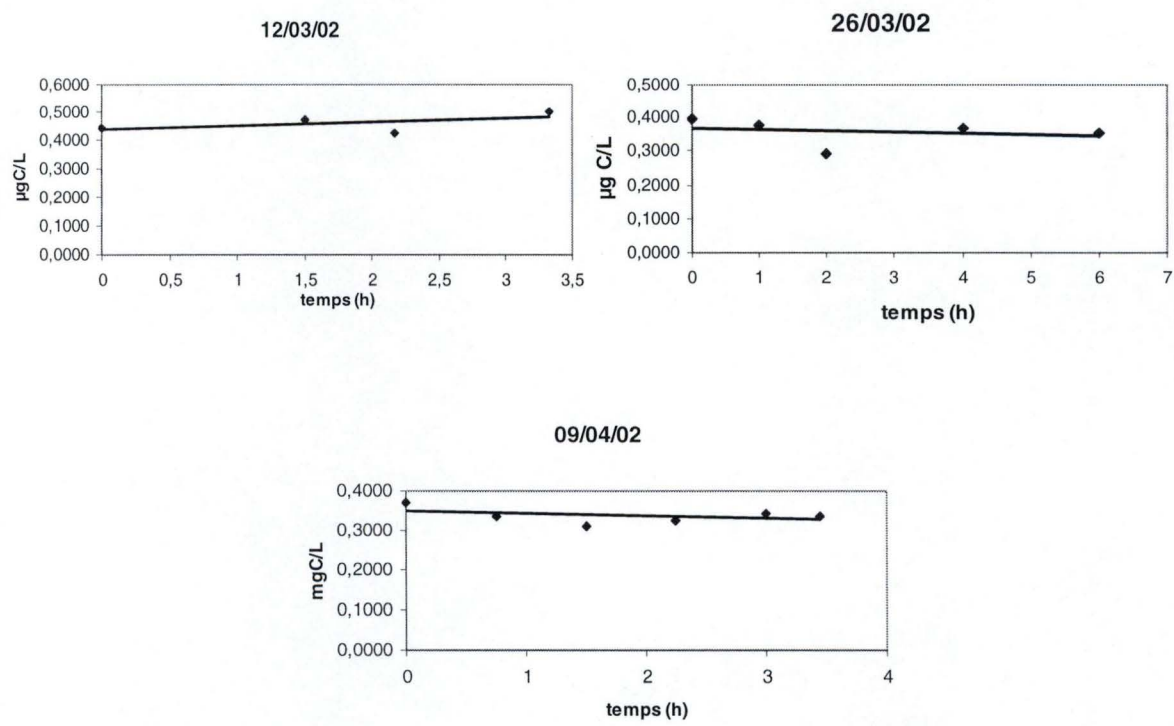


Figure 50 :Evolution de la concentration en Corg dans les filtrats au cours des heures



5.3 Ré-assimilation bactérienne

Lors des mesures effectuées, la ré-assimilation du carbone organique par les bactéries a été d'environ 150 $\mu\text{gC/L.h}$ ce qui représente 16 ; 32 et 20 % de la production particulaire totale. Ces valeurs de ré-assimilation sont probablement sous-estimées puisqu'elle ne tiennent compte que des bactéries libres, ignorant complètement les bactéries fixées au phytoplancton. Ces dernières sont "englobées" dans l'estimation de la production primaire particulaire. Cependant, ces estimations approximatives laissent supposer que les bactéries jouent un rôle considérable dans la production du Lac Tanganyika comme l'avait déjà proposé Hecky *et al.* en 1981.

En 1965, des expériences similaires à celles réalisées au cours de notre études avaient déjà été réalisées par Hellebust afin d'évaluer le taux d'excrétion de différentes espèces algales. Certaines expériences, réalisées dans des conditions similaires aux nôtres (temps d'incubation, intensité lumineuse, moment de la journée et échantillon d'algues non concentré), ont donné des pourcentages de ré-assimilation par rapport à la production particulaire totale similaires à ceux obtenus au cours de notre étude.

Conclusions

Conclusions

Au cours de ce travail, nous avons effectué un suivi régulier de la production primaire à Kigoma, ville située dans le bassin Nord du Lac Tanganyika. Quelques expériences relatives à l'excrétion algale et la ré-assimilation bactérienne y ont également été réalisées. Cette étude est intégrée dans un vaste projet : CLIMLAKE. L'étude accomplie pour ce mémoire est intéressante pour le projet CLIMLAKE, son objectif étant de déterminer l'impact des variations des conditions climatiques sur la production du Lac Tanganyika.

Toutes les mesures ont été effectuées au cours de la saison des pluies, période où le Lac Tanganyika est stratifié de façon permanente. Cette stratification peut mener à une limitation de la croissance phytoplanctonique en réduisant considérablement la disponibilité en nutriments dans l'épilimnion.

L'intérêt de cette étude réside dans le fait que jusqu'à maintenant, peu de mesures de la production primaire ont été effectuées pendant la saison des pluies et surtout de façon aussi régulière sur une longue période. De plus, bien que des estimations de la production bactérienne aient déjà été menées, aucune mesure de l'excrétion algale, première étape de la boucle microbienne, n'est pas mentionnée dans la littérature relative au Lac Tanganyika.

La méthode utilisée pour l'estimation de la production primaire est basée sur la méthode classique mesurant l'assimilation de bicarbonate- ^{14}C à des intensités lumineuses différentes au cours d'une incubation relativement courte, environ deux heures. Cette méthode, aisément applicable sur le terrain, nous a donné des résultats satisfaisants. Elle nous a permis d'obtenir des valeurs des paramètres de la photosynthèse du phytoplancton qui seront utilisables par la suite dans un modèle de production primaire, ainsi que des valeurs de production journalière.

L'expérience relative à l'excrétion algale était également basée sur l'assimilation de bicarbonate- ^{14}C suivie de filtrations différentielles pour permettre la séparation des différents organismes étudiés. Cette méthode nous a globalement permis d'avoir des résultats encourageants sauf pour l'évaluation du carbone organique résiduel.

D'après les résultats que nous avons obtenus, la production primaire brute du Lac Tanganyika, dans la région de Kigoma, au cours de la saison de pluies est faible: en moyenne $150 \text{ mgC/m}^2\cdot\text{j}$ pour des valeurs de chlorophylle *a* comprises entre 0,39 et $0,86 \text{ }\mu\text{g/L}$. Cette valeur est environ 4 à 5 fois plus faible que les estimations de production primaire trouvées dans la littérature. La production primaire nette représentait quant à elle au cours de notre étude, environ 55 % de la production primaire brute. La production primaire nette dépend de la respiration qui est principalement influencée par le rapport entre la zone de mélange et la zone euphotique.

Nous avons pu montrer que le taux de PP nette est dépendant du rapport Z_m/Z_{eu} . Ainsi, la limitation de la production primaire serait principalement due à la lumière même si on s'attendait à avoir une limitation par les nutriments fort marquée en raison de la période d'étude et des conditions de stratification du lac. En effet, les taux de croissance des algues étant très faibles, les demandes en nutriments sont également relativement faibles. Le recyclage interne des nutriments dans la zone euphotique est donc probablement suffisant

Conclusions

pour assurer la croissance algale sans de fortes limitations: ceci est confirmé par les rapports élémentaires dans le seston.

Les résultats obtenus lors de l'évaluation de la ré-assimilation bactérienne montrent des valeurs pouvant atteindre jusque 32 % de la production primaire particulaire.

Malheureusement, les résultats concernant les valeurs de carbone résiduel obtenus ne permettent pas d'estimer complètement la quantité de carbone excrété par les algues. De ce fait, il n'a pas été possible non-plus d'estimer le pourcentage de ré-assimilation bactérienne par rapport à l'excrétion algale.

Afin d'avoir une idée précise de la réassimilation bactérienne totale du carbone organique dissous excrété par le phytoplancton, il serait intéressant d'utiliser une technique permettant de déterminer également le rôle assuré par les bactéries fixées au phytoplancton.

D'autre part, de nouvelles mesures de l'excrétion algale et de la ré-assimilation bactérienne devraient être réalisées afin de comparer les résultats obtenus avec ceux trouvés au cours de ce travail et surtout de pouvoir estimer la quantité de carbone organique totale excrétée par les algues. Cela permettrait aussi de déterminer exactement la proportion de ce carbone remise en circulation dans la chaîne trophique du lac par l'intermédiaire des bactéries.

Toutes ces mesures ainsi que celles de la production primaire devraient être réalisées de façon régulière à différents endroits du lac afin de pouvoir mettre en évidence une éventuelle différence spatio-temporelle de la production phytoplanctonique et de la ré-assimilation bactérienne. Tout ceci permettrait d'avoir une estimation réelle de la production des premiers maillons de la chaîne trophique du Lac Tanganyika.

Bibliographie

- BEADLE L.C. (1981) The inland waters of Tropical Africa, Longman London 2nd ed., 475 p
- BEAUCHAMP R.S.A. (1964) The Rift Valley Lakes of Africa, Verh. Int.Ver. Limnol. **15** : pp 91-99
- BEAUCHAMP R.S.A. (1946) Lake Tanganyika, Nature **157**, p 183
- CHITAMWEBWA D.B.R. (1999) Meromixis, stratification and internal waves in Kigoma waters of Lake Tanganyika, Hydrobiologia **407** : pp 59-64
- CHITAMWEBWA D.B.R., MTEGA S.L., KISSAK M.B.S. (1994) Historical review of water quality studies in the Tanzanian part of Lake Tanganyika (Tanzania) in Coenen E.J. (ed) Historical Data Report on the Fisheries, Fisheries Statistics, Fishing Gears and Water Quality of Lake Tanganyika (Tanzania). FAO/FINNIDA Research for the Management of the Fisheries on Lake Tanganyika. **GCP/RAF/271/FIN-TD/15: 134p**
- COENEN E.J. (Ed) (1995) Historical Data Report on the Fisheries Statistics, Limnology, Bromatology, Zooplankton, Fish Biology and Scientific Publications Review of Lake Tanganyika (Zaire) - FAO/FINNIDA Research for the Management of the Fisheries on the Lake Tanganyika. **GCP/RAF/271/FIN-TD/31: 173p**
- COULTER G.W. (1968) Thermal stratification in the Deep Hypolimnion of Lake Tanganyika, Limnology and Oceanography **13** : pp 385-387
- COULTER G.W. (1968) Hydrological processes and primary production in Lake Tanganyika, Proc. 11th Conf. Great Lakes Res.: 609-626 Internat. Assoc. Great Lakes Res.
- COULTER, G.W. (1991) Lake Tanganyika and its life. Natural History Museum and Oxford University press, London, London and New-York : 354p
- COULTER G.W. & SPIGEL R.H. (1991) Hydrodynamics – In COULTER G.W. (1991) Lake Tanganyika and its life Natural History Museum and Oxford University press, London, London and New-York : 354p
- COULTER G.W. (1991) Composition of the flora and the fauna – In COULTER G.W. (1991) Lake Tanganyika and its life Natural History Museum and Oxford University press, London, London and New-York : 354p
- CRUL, R.C.M. (1998) Management and conservation of the African Great lakes, UNESCO Studies and reports in hydrology 59, UNESCO Paris, 107p
- DE BONDT A.F. (1972) La productivité du Lac Tanganyika, Verh. Internat. Verein. Limnol. **18** : pp 656-660
- DESCY J.-P., SERVAIS P., SMITZ J.S., Billen G. AND EVERBECQ E. (1987) Phytoplankton biomass and production in the river Meuse (Belgium), Wat. Res. **21** (12) : pp 1557-1566

- EDMOND R.F., STALLARD R.F., CRAIG H., CRAIG V., WEISS R.F., COULTER G.W. (1993) Nutrient chemistry of the water column of Lake Tanganyika, *Limnology and Oceanography* **38** (4), pp 725-738
- GUILFORD S.J. & HECKY R.E. (2000) Total nitrogen, total phosphorus, and nutrient limitation in lakes and ocean: Is there a common relationship?, *Limnology and Oceanography* **45** (6) :pp 1213-1223
- HECKY R.E. AND FEE E.J. (1981) Primary production and rates of algal growth in Lake Tanganyika, *Limnology and Oceanography* **26** (3), pp 532-547
- HECKY R.E. AND KLING H.J. (1987) Phytoplankton ecology of the great lakes in the rift valleys of Central Africa, *Archiv für Hydrobiologie Ergebnisse de Limnologie* **25** : pp 197-228
- HECKY R.E. AND KLING H.J. (1981) The phytoplankton and protozooplankton of the euphotic zone of Lake Tanganyika: Species composition, biomass, chlorophyll content, and spatio-temporal distribution, *Limnology and Oceanography* **26** (3), pp 548-564
- HECKY R.E., SPIGEL R.H. AND COULTER G.W. (1991) The nutrient regime – *In* COULTER G.W. (1991) Lake Tanganyika and its life Natural History Museum and Oxford University press, London, London and New-York : 354p
- HECKY R.E. (1978) The Kivu-Tanganyika basin : the last 14,000 years. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* **25** : pp 159-165
- HECKY R.E. (1991) The pelagic ecosystem – *In* COULTER G.W. (1991) Lake Tanganyika and its life Natural History Museum and Oxford University press, London, London and New-York : 354p
- HECKY R.E., BOOTSMA H.A. MUGIDDE R.M. AND BUGENYI F.W.B. (1996) Phosphorus Pumps, Nitrogen Sinks, and Silicon Drains :Plumbing Nutrients in the African Great Lakes - *In*: The Limnology, Climatology and Paleoclimatology of the East African Lakes. Jonhson and Odada (Eds). Gordon and Breach (Toronto), pp 205-224
- HECKY R.E., FEE E.J., KLING H.J. AND RUDD J.W. (1978) Studies on the Planctonic Ecology of Lake Tanganyika, Canadian Department of Fish and Environment. Fisheries and Marine Service Technical Report, **816** :1-51
- HECKY R.E., FEE E.J., KLING H.J. AND RUDD J.W. (1981) Relationship Between Primary Production and Fish Production in Lake Tanganyika, *Transactions of the American Fisheries Society* **110** : pp 336-345
- HELLEBUST J.A. (1965) Excretion of some organic compound by marine phytoplankton, *Limnology and Oceanography* **10**: pp 192-206
- HORNE A.J. & GOLDMAN C.R. (1994) *Limnology*, McGraw Hill. New York: 576p

- HUTCHINSON G.E. (1967) A treatise on limnology, New-York: J. Wiley: London: Chapman and Hall. Vol II: Introduction to lake biology and the limnoplankton, XI, 1115 p
- HUTTULA T. AND PODSETCHINE V. (1994) Hydrological modelling on Lake Tanganyika. FAO/FINNIDA Research for the Management of the Fisheries on the Lake Tanganyika. **GCP/RAF/271/FIN-TD/20: 13p**
- JÄRVINEN M, SALONEN K, SARVALA J, VUORIO K, VIRTANEN A (1999) The stoichiometry of particulate nutrients in Lake Tanganyika-implications for nutrients limitation of phytoplankton, *Hydrobiologia* 407 : pp 81-88
- JÄRVINEN M., SALONEN K., AND SARVALA J. (1996) Experiments on phytoplankton and bacterial production ecology in Lake Tanganyika: The results of the first lake-wide research cruise on R/V Tanganyika Explorer - FAO/FINNIDA Research for the Management of the Fisheries on the Lake Tanganyika. **GCP/RAF/271/FIN-TD/44: 33p**
- JOHNSON T.C. & ODADA E.O. (1996) The limnology, climatology and paleoclimatology of the East African Lacs, Gordon and Breach Publ., Amsterdam: 664 p
- KIMBADI S., VANDELANNOOTE A., DEELSTRA H., MBEMBA M AND OLLEVIER F. (1999) Chemical composition of the small rivers of the north-western part of Lake Tanganyika, *Hydrobiologia* 407 : pp 75-80
- KIRK J.T.O. (1986) Light and photosynthesis in aquatic ecosystems, University press, Cambridge 401 p
- LANGENBERG V.TH. (1996) The physical limnology of Lake Tanganyika August – December 1995. FAO/FINNIDA Research for the Management of the Fisheries on Lake Tanganyika. **GCP/RAF/271/FIN-TD/54: 152p**
- LEWIS W.M.Jr. (1987) *Tropical limnology*, Ann. Rev. Ecol. Syst. **18**: pp 159-184
- PLISNIER P-D (1996) Limnological Sampling During A Second Annual Cycle (1994-1995) And Some Comparisons With Year One On Lake Tanganyika. **GCP/RAF/271/FIN-TD/56: 48p**
- PLISNIER P-D AND COENEN E.J. (2001) Pulsed and dampened annual limnological fluctuations in Lake Tanganyika, *The Great Lakes of the World (GLOW) : Food-web, health and integrity*, pp 83-96
- PLISNIER P-D, CHITAMWEBWA D., MWAPE L., TSHIBANGU K., LANGENBERG V., COENEN E. (1999) Limnological annual cycle inferred from physical-chemical fluctuations at tree stations of Lake Tanganyika, *Hydrobiologia* 407 : pp 45-58
- PLISNIER P-D, LANGENBERG V., MWAP L., CHITAMWEBWA D., TSHIBANGU K. AND COENEN E. (1996) Limnological Sampling during an annual cycle at three stations on Lake Tanganyika (1993-1994). FAO/FINNIDA Research for the

Management of the Fisheries on the Lake Tanganyika. **GCP/RAF/271/FIN-TD/46: 124p**

PLISNIER P-D, SERNEELS S. AND LAMBIN E.F. (2000) Impact of ENSO on East African ecosystems : a multivariate analysis based on climate and remote sensing data, *Global Ecology & Biogeography* **9** : pp 481-497

PLISNIER P-D. (2000) Recent climate and limnology changes in Lake Tanganyika-Verh. Internat. Verein. Limnol. **27** : pp 1-4

POURRIOT R. & MEYBECK M. (1995) *Limnologie générale*, Masson, 956 p

SARVALA J. and SALONEN K. (1999) Preliminary Experiments on Phytoplankton Production Ecology in Lake Tanganyika - FAO/FINNIDA Research for the Management of the Fisheries on the Lake Tanganyika. **GCP/RAF/271/FIN-TD/36: 38p**

SARVALA J. ; SALONEN K. ; JÄRVINEN M. ; ARO E. ; HUTTULA T. ; KOTILAINEN P. ; KURKI H. ; LANGERBERG V. ; MANNINI P. ; PELTONRN A. ; PLISNIER P-D. ; VUORINEN I. ; MÖLSÄ H. ; LINDQVIST O.V. (1999) Trophic structure of Lake Tanganyika : carbon flows in the pelagic food web, in *Hydrobiologia* **407** : pp 149-173

NICHOLSON S.E. (1999) Historical and modern fluctuations of Lakes Tanganyika and Rukwa and their relationship to rainfall variability, in *Climatic Change* **41**: pp 53-71

SPIGEL R.H. AND COULTER G.W. (1996) Comparaison of Hydrology and Physical Limnology of the East African Great Lakes: Tanganyika, Malawi, Victoria, Kivu and Turkana (with reference to some North American Great Lakes) – *In*: *The Limnology, Climatology and Paleoclimatology of the East African Lakes*. Jonhson and Odada (Eds). Gordon and Breach (Toronto), pp 103-138

TALLING J.F. AND TALLING I.B. (1965) The Chemical Composition of African Lake Waters, *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **50** (3): pp 421-463

TALLING J.F. and LEMOALLE J. (1998) *Ecological Dynamics of Tropical Inland Waters*, Cambridge University Press, 441 p

VAN MEEL L.I.J. (1987) Contribution à la limnologie de quatre grands lacs du Zaiïre oriental :Tanganika, Kivu, Mobutu Sese Seko (ex. Albert) Idi Amin Dada (ex. Edouard), Document de travail, Fascicules A et B, Inst. Royal des Sciences Naturelles de Belgique, 118 p

WETZEL R.G. (1983) *Limnology*, Michigan State University 767 p

Annexes

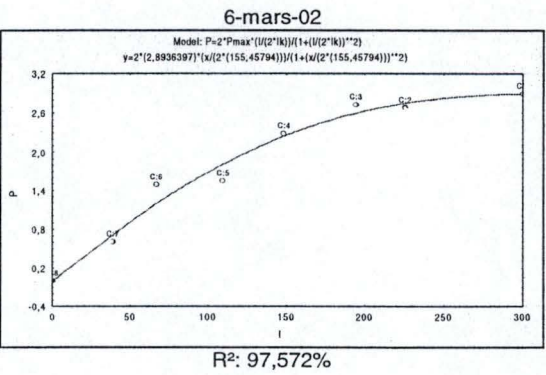
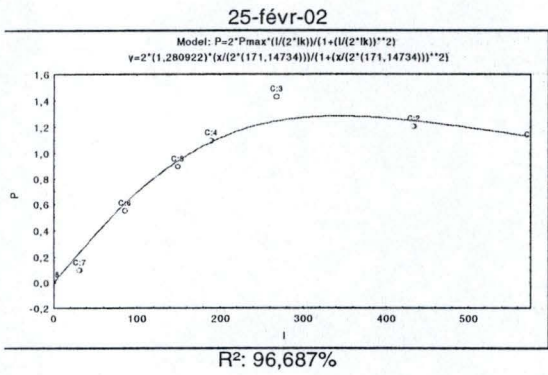
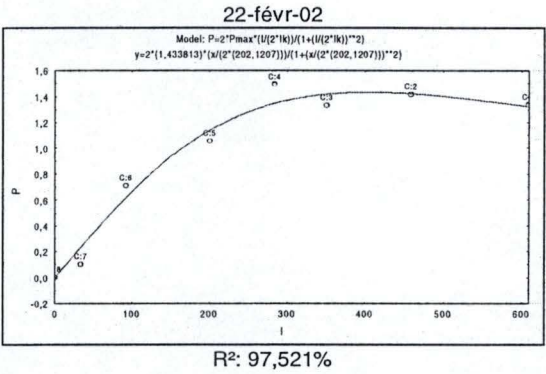
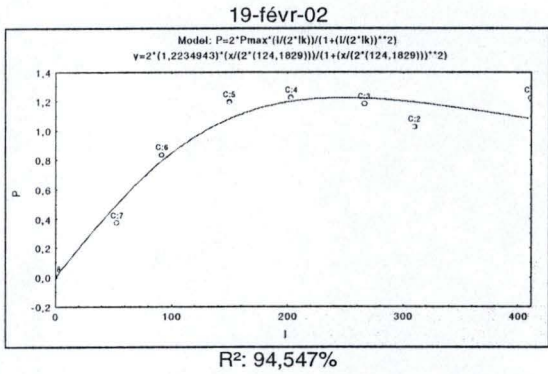
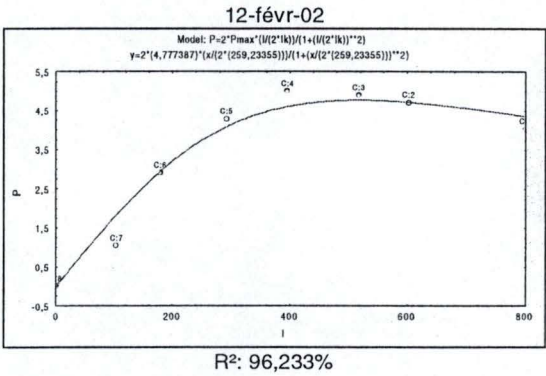
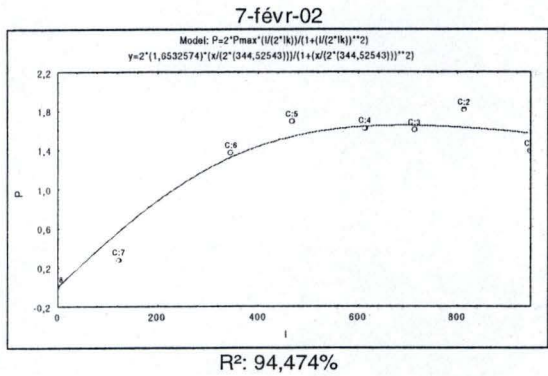
Annexe 1: Données physico-chimiques, Kigoma (7 février-23 avril 2002).

TEMPERATURE	7/02/02	12/02/02	19/02/02	25/02/02	6/03/02	12/03/02	19/03/02	26/03/02	2/04/02	9/04/02	18/04/02	23/04/02
0	26,77	27,30	27,05	26,85	27,27	27,07	27,16	27,45	27,6	27,4	27,4	27,2
10	26,75	26,93	26,96	26,77	27,24	27,07	27,10	27,38	27,5	27,4	27,4	27,2
20	26,72	26,85	26,88	26,31	27,12	27,07	27,08	27,10	27,2	27,4	27,2	27,2
30	26,71	26,79	26,79	26,14	26,77	26,93	26,93	27,05	27,1	27,0	27,1	26,9
40	26,65	26,55	26,42	25,58	26,50	26,56	26,74	26,40	26,5	26,7	26,9	26,7
50	25,52	25,95	25,94	25,00	26,33	26,25	25,87	25,83	25,9	25,9	26,5	26,0
60	24,60	25,02	25,22	24,81	25,70	25,80	24,75	25,02	24,9	25,4	25,9	25,0
70	24,51	24,62	24,67	24,69	25,16	24,54	24,53	24,74	24,6	24,8	25,0	24,4
80	24,46	24,51	24,37	24,53	24,71	24,37	24,33	24,60	24,5	24,6	24,6	24,4
90	24,28	24,47	24,26	24,40	24,57	24,30	24,27	24,45	24,4	24,4	24,4	24,2
100	24,24	24,40	24,23	24,33	24,48	24,19	24,20	24,39	24,3	24,4	24,3	24,2
OXYGENE	7/02/02	12/02/02	19/02/02	25/02/02	6/03/02	12/03/02	19/03/02	26/03/02	2/04/02	9/04/02	18/04/02	23/04/02
0	6,9	6,4	5,7	6,3	6,5	6,1	5,2	6,2	6,5	6,3	6,2	6,2
10	5,5	5,7	6,5	6,4	6,6	6,2	6,2	6,3	6,5	6,3	6,3	6,2
20	4,9	5,1	6,6	5,5	6,6	6,3	6,3	6,2	6,3	6,4	6,1	6,3
30	4,4	4,6	6,6	5,3	6,2	6,0	6,2	6,2	6,1	6,1	6,0	5,7
40	4,0	4,1	5,7	4,2	5,8	5,5	6,0	5,1	5,2	5,3	5,5	5,2
50	2,9	3,4	4,7	3,2	5,4	5,2	4,6	4,2	4,2	4,3	5,0	4,2
60	1,9	2,6	3,6	2,7	4,1	4,3	2,7	2,9	2,9	3,5	4,2	3,0
70	1,7	2,0	2,6	2,3	3,2	2,4	2,1	2,5	2,1	2,5	2,9	1,8
80	1,7	1,8	1,7	2,1	2,4	1,5	1,6	2,1	1,8	2,2	2,4	1,4
90	0,9	1,7	0,9	1,7	2,4	0,0	0,8	1,6	1,8	1,9	1,6	0,0
100	0,6	1,4	0,6	1,2	1,9	0,0	0,3	1,3	1,4	1,8	1,0	0,0
CONDUCTIVITE	7/02/02	12/02/02	19/02/02	25/02/02	6/03/02	12/03/02	19/03/02	26/03/02	2/04/02	9/04/02	18/04/02	23/04/02
0	656	657	655	656	655	655	655	656	654	653	653	652
10	655	656	655	657	656	655	655	655	655	653	653	652
20	655	657	655	659	655	655	655	655	655	653	652	652
30	655	656	656	661	655	654	655	654	656	656	653	654
40	656	656	657	665	655	654	656	657	655	653	653	655
50	665	663	662	668	655	657	661	662	662	663	658	662
60	672	668	667	670	663	661	670	668	669	666	662	669
70	672	671	671	672	668	671	672	670	672	670	670	674
80	673	673	675	673	671	674	675	672	673	672	673	676
90	677	673	677	675	672	675	676	674	673	674	676	678
100	677	674	677	676	673	678	678	675	674	675	678	679
pH	7/02/02	12/02/02	19/02/02	25/02/02	6/03/02	12/03/02	19/03/02	26/03/02	2/04/02	9/04/02	18/04/02	23/04/02
0	9,2		9,1	9,0	8,9	9,0	9,1	9,1	9,2	9,3	9,4	9,4
10	9,1		9,2	9,1	9,1	9,1	9,2	9,2	9,3	9,3	9,4	9,4
20	9,2		9,2	9,1	9,1	9,2	9,2	9,3	9,3	9,3	9,4	9,5
30	9,1		9,2	9,1	9,1	9,2	9,2	9,3	9,3	9,3	9,5	9,5
40	9,1		9,2	9,0	9,1	9,2	9,3	9,3	9,3	9,3	9,5	9,5
50	9,0		9,1	9,0	9,1	9,2	9,2	9,2	9,3	9,3	9,4	9,5
60	8,9		9,0	8,9	9,0	9,1	9,1	9,2	9,2	9,3	9,4	9,4
70	8,9		9,0	8,9	9,0	9,0	9,1	9,1	9,2	9,2	9,3	9,3
80	8,9		8,9	8,9	8,9	9,0	9,0	9,1	9,2	9,2	9,3	9,3
90	8,8		8,9	8,9	8,9	8,9	9,0	9,1	9,2	9,2	9,3	9,3
100	8,8		8,9	8,9	8,9	8,9	9,0	9,1	9,1	9,2	9,2	9,3

Annexe 2: Les nutriments dans la colonne d'eau.

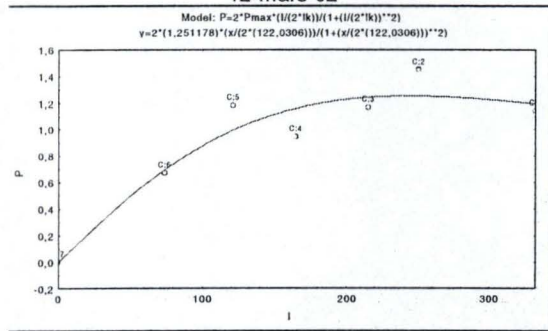
		7-févr	12-févr	19-févr	25-févr	6-mars	12-mars	19-mars	26-mars	2-avr	9-avr	18-avr	23-avr
PO4	0	0,0000	0,0000	0,0000	0,0013	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,005	0,0000	0,0105	0,0026
PO4	20	0,0000	0,0000	0,0056	0,0066	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,005	0,0000	0,0118	0,1587
PO4	40	0,0000	0,0070	0,0141	0,0292	0,0149	0,0013	0,0000	0,0055	0,006	0,0340	0,0118	0,0172
PO4	60	0,0690	0,0103	0,0732	0,0849	0,0410	0,0167	0,0891	0,0669	0,080	0,0584	0,0029	0,0807
PO4	80	0,1318	0,0129	0,1366	0,1141	0,0970	0,1372	0,1516	0,1148	0,113	0,1046	0,1000	0,1402
PO4	100	0,1823	0,0129	0,2254	0,1366	0,1269	0,1756	0,1915	0,1598	0,147	0,1277	0,1368	0,2751
NO3	0	0,0916	0,0625	0,0000	0,2171	0,1022	0,0600	0,0859	0,1636	0,28	0,0843	0,3130	0,1034
NO3	20	0,0916	0,0677	0,0000	0,2105	0,1022	0,0750	0,0909	0,1818	0,25	0,1325	0,1069	0,0977
NO3	40	0,1298	0,3594	0,0237	0,2303	0,1129	0,0950	0,1111	0,2455	0,31	0,1807	0,2366	0,1724
NO3	60	0,3817	0,4375	0,0592	0,1908	0,2527	0,1450	0,3081	0,4455	0,49	0,3193	0,5038	0,2989
NO3	80	0,3664	0,3542	0,3077	0,3158	0,3065	0,2300	0,3081	0,5364	0,57	0,4398	0,3893	0,3218
NO3	100	0,4198	0,3542	0,5740	0,2500	0,3226	0,2450	0,2879	0,4818	0,48	0,5000	0,5649	0,2874
NO2	0	0,0106	0,0090	0,0099	0,0117	0,0084	0,0103	0,0103	0,0137	0,0232	0,0150	0,0147	0,0086
NO2	20	0,0099	0,0087	0,0095	0,0114	0,0098	0,0103	0,0106	0,0151	0,0196	0,0132	0,0138	0,0093
NO2	40	0,0109	0,0090	0,0105	0,0124	0,0094	0,0100	0,0124	0,0172	0,0209	0,0128	0,0106	0,0096
NO2	60	0,0099	0,0084	0,0115	0,0103	0,0098	0,0103	0,0103	0,0147	0,0202	0,0118	0,0106	0,0096
NO2	80	0,0149	0,0084	0,0092	0,0170	0,0094	0,0096	0,0099	0,0137	0,0199	0,0121	0,0112	0,0093
NO2	100	0,0093	0,0080	0,0088	0,0135	0,0094	0,0130	0,0099	0,0109	0,0179	0,0121	0,0109	0,0089
Si	0	0,0011	0,8105	0,8274	0,8251	0,8652	0,8887	0,6472	0,8723	0,873	0,8725	0,8816	0,9302
Si	20	0,0011	0,8069	0,8408	0,8111	0,8616	0,8851	0,6856	0,8905	0,898	0,8761	0,9050	0,9302
Si	40	0,0011	0,7673	0,9213	0,8462	0,9205	0,9068	0,6738	0,8978	0,943	0,9473	0,9427	0,9811
Si	60	0,0014	1,0231	0,9392	1,0885	0,9499	0,8851	0,9131	1,0511	1,082	0,9117	0,9465	1,0283
Si	80	0,0015	1,2320	1,4893	1,2219	1,1303	1,5029	1,2057	1,3102	1,340	1,1254	1,1689	1,5044
Si	100	0,0021	1,3761	1,8023	1,4045	1,3586	1,8605	1,4835	1,6131	1,443	1,3746	1,4630	1,9259

Annexe 3: Relation photosynthèse-lumière.



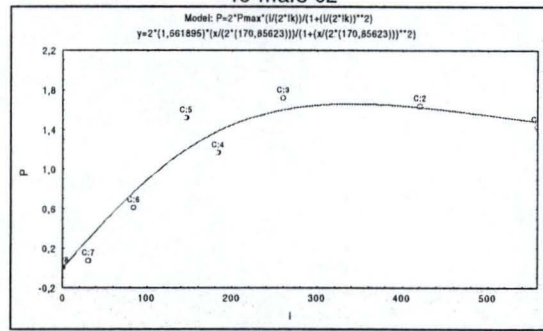
P: $\mu\text{gCl.h}$
I: $\mu\text{E/m}^2.\text{s}$

12-mars-02



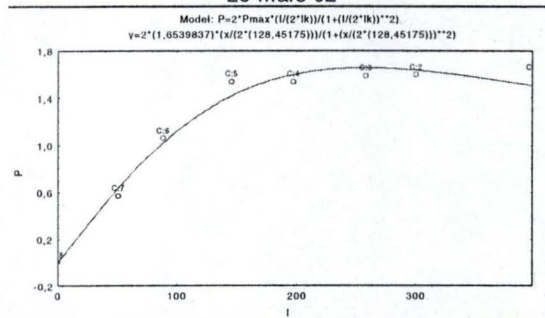
R²: 90,716%

19-mars-02



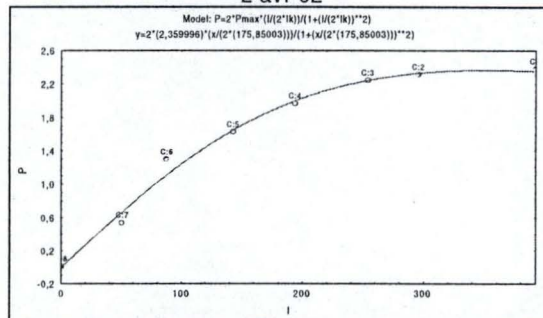
R²: 92,809%

26-mars-02



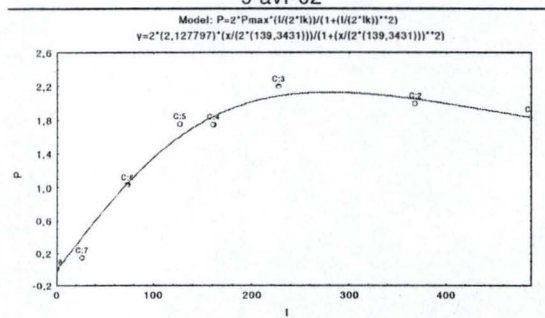
R²: 98,497%

2-avr-02



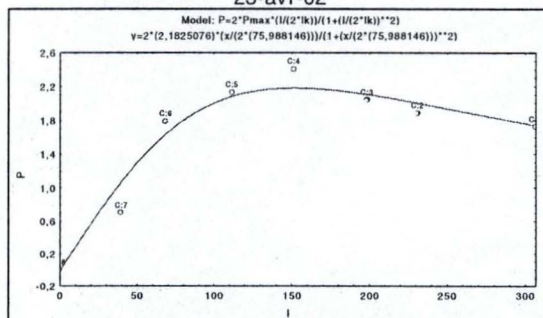
R²: 98,992%

9-avr-02



R²: 97,753%

23-avr-02



R²: 95,025%

P: µgC/l.h

I: µE/m².s

Annexe 4: Composition élémentaire.

	C:P	N:P	C:N
7-févr	162,66	19,68	8,25
12-févr	146,40	20,36	7,19
19-févr	160,38	20,47	7,82
22-févr	186,25	23,97	7,79
25-févr	127,00	17,91	7,06
6-mars	142,13	18,95	7,44
12-mars	132,62	18,23	7,27
19-mars	152,62	20,03	7,61
26-mars	150,54	19,54	7,77
2-avr	133,80	18,08	7,38
9-avr	208,50	29,90	7,15
23-avr	96,20	15,39	6,42
Moyenne	149,93	20,21	7,43

	PN µg C/m ² .j	PN moles C/m ² .j	Demande P moles P/m ² .j	Demande N moles N/m ² .j
7-févr	35991	0,00300	0,00002	0,00036
12-févr	134174	0,01117	0,00008	0,00155
19-févr	38981	0,00325	0,00002	0,00041
22-févr	159759	0,01330	0,00007	0,00171
25-févr	117629	0,00979	0,00008	0,00139
6-mars	42916	0,00357	0,00003	0,00048
12-mars	27734	0,00231	0,00002	0,00032
19-mars	97022	0,00808	0,00005	0,00106
26-mars	53386	0,00445	0,00003	0,00057
2-avr	85328	0,00710	0,00005	0,00096
9-avr	78060	0,00650	0,00003	0,00091
23-avr	87820	0,00731	0,00008	0,00114
Moyenne	79900	0,006653	0,000046	0,000906

	Demande P mg P/m ² .j	Demande N mg N/m ² .j	PN mg C/m ² .j	Demande P mg P/m ² .h	Demande N mg N/m ² .h	PN mg C/m ² .h
7-févr	0,57	5,09	36,0	0,02	0,21	1,50
12-févr	2,36	21,75	134,2	0,10	0,91	5,59
19-févr	0,63	5,81	39,0	0,03	0,24	1,62
22-févr	2,21	23,92	55,3	0,09	1,00	2,31
25-févr	2,39	19,44	58,6	0,10	0,81	2,44
6-mars	0,78	6,73	42,9	0,03	0,28	1,79
12-mars	0,54	4,45	27,7	0,02	0,19	1,16
19-mars	1,64	14,87	77,2	0,07	0,62	3,22
26-mars	0,91	8,02	47,9	0,04	0,33	1,99
2-avr	1,64	13,49	85,3	0,07	0,56	3,56
9-avr	0,97	12,74	78,1	0,04	0,53	3,25
23-avr	2,35	15,96	64,2	0,10	0,66	2,67
Moyenne	1,42	12,69	62,20	0,06	0,53	2,59

Annexe 5: Résumé production primaire.

	PPj brute (modèle) mgC/m ² .j	PPj brute (sonde) mgC/m ² .j	PPj brute Talling mgC/m ² .j	Pmax µgC/µgChla.h	Ik µE/m ² .s	alpha	I0 jour µE/m ² .s	f(I)	I0 E/m ² .jour	T° moy. Eau °C
7-févr	185	***	169	3,06	392	0,650	894	1,52	38,6	26,74
12-févr	281	226	269	3,69	348	0,883	657	1,33	28,4	26,93
19-févr	156	135	126	1,70	311	0,455	715	1,52	30,9	26,92
22-févr	138	157	182	2,31	492	0,391	1134	1,53	49,0	26,93
25-févr	145	150	147	1,87	366	0,425	1117	1,81	48,2	26,51
6-mars	142	118	123	2,89	481	0,501	750	1,14	32,4	27,10
12-mars	77	61	84	1,25	337	0,309	690	1,41	29,8	27,06
19-mars	149	169	143	1,66	444	0,312	1212	1,70	52,3	27,08
26-mars	89	91	97	1,65	378	0,364	1098	1,76	47,4	27,20
2-avr	242	238	158	2,36	480	0,409	765	1,16	33,0	27,36
9-avr	85	93	114	2,13	362	0,490	1097	1,80	47,4	27,37
23-avr	171	139	139	2,18	179	1,015	667	2,01	28,8	27,17

Moyenne 155 143 146 2,23 381 0,517 1,56

	k /m	Zeu mètres	I (moy Zm) E/m ² .jour	chl a µg/l	Zm/Zeu	Prof Zm mètres	R mg C/m2.j	PN mg C/m2.j	µmax j-1	Chla-Zeu
7-févr	0,16	28,8	5,7	0,54	1,46	42,0	133,3	36,0	0,015	15,53
12-févr	0,17	27,1	7,4	0,86	0,81	22,0	134,7	134,2	0,064	23,38
19-févr	0,16	28,8	5,2	0,72	1,29	37,0	86,9	39,0	0,014	20,66
22-févr	0,13	35,4	30,5	0,62	0,23	8,0	22,0	159,8	0,264	21,92
25-févr	0,17	27,1	20,6	0,69	0,44	12,0	29,5	117,6	0,126	18,54
6-mars	0,16	28,8	7,7	0,55	0,90	26,0	79,8	42,9	0,028	15,90
12-mars	0,19	24,2	5,6	0,84	1,16	28,0	56,5	27,7	0,011	20,35
19-mars	0,11	41,8	16,2	0,52	0,67	28,0	46,2	97,0	0,061	21,62
26-mars	0,14	32,9	10,5	0,44	0,97	32,0	44,1	53,4	0,035	14,29
2-avr	0,10	46,0	10,5	0,54	0,65	30,0	72,9	85,3	0,049	24,65
9-avr	0,14	32,9	14,1	0,39	0,70	23,0	36,4	78,1	0,079	12,70
23-avr	0,16	28,8	6,8	0,47	0,90	26,0	51,2	87,8	0,065	13,52

Minimum 0,39
Moyenne 0,15 31,9 11,7 0,60 0,85 26,17 74,97 18,15
Maximum 0,86

Annexe 6: Fractionnement de la production primaire.

25/02/02 (filtre 45mm)		ml filtré	dpm
Total		100	17900,33
65 µm		100	15286,93
10 µm		88	13073,29

12/03/02 (filtre 25 mm)			
Total		100	6698,17
65 µm		100	6095,67
10 µm		100	5134,81

2/04/02 (filtre 45mm)			
Total		100	8265,04
65 µm		100	7877,27
10 µm		100	7543,21

Annexe 7: Résultats des expériences de l'excrétion algale.

12-mars-02

		dpm EB 2µm	dpm EB 0,2µm	dpm EF	µg C L-1 P part phyto	µg C L-1 Assim 0.2 µm	µg C L-1 Assim EF	Filtrat dpm	C résiduel (EB) µg C L-1
T0	14:05	78,16 83,43	170,36	135,33	0,123	0,260	0,206	289,9	0,4422
T1	15:35	644,12	283,71	244,52	0,983	0,433	0,373	308,95	0,4713
T2	16:15	1024,14	360,5	276,66	1,562	0,550	0,422	278,27	0,4245
T3	17:25	1694,26	471,68	336,35	2,584	0,720	0,513	328,1	0,5005

26-mars-02

		dpm EB 2µm	dpm EB 0,2µm	dpm EF	µg C L-1 P part phyto	µg C L-1 Assim 0.2 µm	µg C L-1 Assim EF	Filtrat dpm	C résiduel (EB) µg C L-1
T0	13:00	68,54	78,59	111,63	0,092	0,105	0,150	294,27	0,3943
T1	14:00	421,31	166,01	143,89	0,565	0,222	0,193	282,94	0,3791
T2	15:00	572,84	198,52	176,29	0,768	0,266	0,236	217,52	0,2915
T3	16:00	789,65	269,85	203,61	1,058	0,362	0,273		
T4	17:00	1000,3	332,71	214,14	1,340	0,446	0,287	274,25	0,3675
T5	18:00	592,01	322,26	242,93	0,793	0,432	0,326	264,12	0,3539

9-avr-02

		EB 2µm dpm	EB 0,2µm dpm	EF dpm	µg C L-1 P part phyto	µg C L-1 Assim 0.2 µm	µg C L-1 Assim EF	Filtrat dpm	C résiduel (EB) mg C L-1
T0	12:50	59,59	105,27	88,42	0,0758	0,1340	0,1125	291,8	0,3713
T1	13:35	316,43	278,79	234,95	0,4027	0,3548	0,2990	264,49	0,3366
T2	14:20	450,68	374,32	341,87	0,5735	0,4763	0,4350	245,22	0,3120
T3	15:05	606,37	490,2	425,28	0,7716	0,6238	0,5412	256,43	0,3263
T4	15:50	1008,26	675,36	565,7	1,2830	0,8594	0,7198	269,11	0,3424
T5	16:35	1092,46	761,55	612,03	1,3901	0,9691	0,7788	263,78	0,3357